ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 79

2

ФЕВРАЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1994

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин,
В. С. Ипатов, Л. И. Малышев, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
I. Yu. Sumerina (*Secretary*), M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алматы), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин
(С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси),
К. М. Сытник (Киев), В. Н. Тихомиров (Москва), Х. Х. Трасс (Тарту),
Б. А. Юрцев (С.-Петербург)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Almaty), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin
(St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik
(Kiev), V. N. Tikhomirov (Moscow), H. H. Trass (Tartu), B. A. Yurtsev (St. Petersburg)

Ответственный редактор номера Ю. Л. Меницкий

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *Н. В. Малахова* и *Г. И. Тимошенко*

Изготовление оригинал-макета ГП «Слово»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12
Тел. (812) 213-35-59

Компьютерная верстка *Г. В. Лебедевой*

Сдано в набор 11.11.93. Подписано к печати 09.03.94. Формат $70\times100^1/_{16}$.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.35.
Усл. кр.-отт. 12.71. Уч.-изд. л. 13.80. Тираж 1333. Тип. зак. 75. С 686.

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО «Наука»
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука»
Ботанический журнал, 1994

I ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД РОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

(Ульяновск, 1993 г.)

УДК 58 : 061.22 : 061.3

© 1994

О РАБОТЕ I СЪЕЗДА РОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

N. S. GOLUBKOVA. ON THE ACTIVITY OF THE I CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

С 2 по 4 июня 1993 г. в г. Ульяновске состоялся I Делегатский съезд Российского ботанического общества (РБО). В нем приняли участие 106 делегатов, что составляет 62% от числа делегатов отделений, функционирующих на территории России, а также многочисленные гости съезда. Наиболее представительными были делегации Центральной организации (ЦО), Московского, Ульяновского, Юго-Восточного, Нижегородского отделений.

Съезд открыл **Р. В. Камелин**, исполняющий обязанности президента РБО. Состоялись выборы руководящих органов съезда.

На утреннем заседании 2 июня заслушаны доклады **В. В. Благовещенского, А. В. Масленникова, А. Н. Мордвинова, Н. С. Ракова, М. В. Шустова** «Флористико-экологические проблемы центральной части Приволжской возвышенности», **М. В. Шустова** «О концентрации экосистемных исследований в программе „Возрождение Волги“», **В. И. Василевича** «Современные взгляды на динамику растительности».

На вечернем заседании того же дня **В. И. Василевич** выступил с сообщением «Об Уставе Российского ботанического общества». После активного обсуждения проекта Устава, внесения некоторых поправок съезд принял Устав РБО. Состоялось выдвижение кандидатов в президенты, Совет РБО и Ревизионную комиссию.

3 июня с утра проходило голосование по выборам в руководящие органы Общества и Ревизионную комиссию. Затем были заслушаны доклады **В. Ф. Войтенко** «Репродуктивная биология семенных растений — анализ концепции, современное состояние и перспективы исследования», **И. В. Карагина** «Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем», **Е. А. Мирославова** «Адаптация растений к холодному климату (структурные и функциональные аспекты)», **Т. Б. Батыгиной** «Размножение цветковых растений». В конце заседания состоялось утверждение протоколов счетной комиссии по выборам Совета и президента РБО.

Президентом РБО был избран Р. В. Камелин.

В состав Совета РБО вошли 47 человек: Л. В. Аверьянов (СПб), Л. Н. Андреев (Москва), Л. В. Бардунов (Иркутск), М. С. Боч (СПб), Л. Ю. Буданцев (СПб), В. И. Василевич (СПб), К. Л. Виноградова (СПб), В. Ф. Войтенко (Ульяновск), Ю. В. Гамалей (СПб), М. В. Гецен (Сыктывкар), Н. С. Голубкова (СПб), Л. Е. Горбатенко (СПб), П. Л. Горчаковский (Екатеринбург), Е. И. Демьянова (Пермь), Г. А. Елина (Петрозаводск), С. Г. Жилин (СПб), С. И. Зарубин (Тюмень), Н. Г. Ильминских (Ижевск), Р. В. Камелин (СПб), З. В. Карамышева (СПб), И. В. Каратыгин (СПб), М. Н. Коблова (Волгоград), Т. А. Комарова (Владивосток), И. Ю. Коропачинский (Новосибирск), Н. В. Ловелиус (СПб), Н. Н. Лунева (СПб), Е. Л. Любарский (Казань), И. В. Макарова (СПб), Ю. И. Манько (Владивосток), Л. И. Малышев (Новосибирск), В. И. Матвеев (Самара), В. С. Новиков (Москва), М. Г. Пименов (Москва), Т. Б. Силаева (Саранск), А. К. Скворцов (Москва), В. В. Скрипчинский (Ставрополь), Н. С. Снигиревская (СПб), А. О. Тарасов (Саратов), Э. С. Терехин (СПб), П. А. Тимофеев (Якутск), В. Н. Тихомиров (Москва), С. С. Харкевич (Владивосток), К. Ф. Хмелев (Воронеж), Н. Н. Цвелев (СПб), Э. А. Штина (Киров), Б. А. Юрцев (СПб), Г. П. Яковлев (СПб).

Ревизионная комиссия была избрана в следующем составе: Н. В. Белова (СПб), Т. И. Иванова (СПб), А. Е. Коваленко (СПб), Л. А. Кузнецов (СПб), Ю. Н. Нешатаев (СПб), П. Д. Соколов (СПб), В. Н. Храмцов (СПб).

4 июня на утреннем заседании состоялись избрание почетного президента и почетных членов РБО, обсуждение итогов деятельности съезда, принятие резолюций и закрытие съезда.

А. Л. Тахтаджян избран почетным президентом РБО.

Почетными членами были избраны: В. В. Благовещенский (Ульяновск), В. И. Грубов (ЦО), К. А. Куркин (Московское отделение), Е. В. Кучеров (Башкирское отделение), Н. Н. Лащинский (Новосибирское отделение), Л. М. Лукьянова (Кольское отделение), А. В. Положий (Томское отделение), А. О. Тарасов (Юго-Восточное отделение).

В прениях по итогам работы съезда были затронуты следующие вопросы. **В. А. Котовец** — советник-координатор Волжского экологического парламента — проинформировала собравшихся о задачах, стоящих перед парламентом в связи с реализацией программы по стабилизации и улучшению природной среды Волжского региона, и подчеркнула необходимость сотрудничества с учеными-ботаниками. **А. Е. Коваленко** (ЦО) обратил внимание на существенную роль грибов в природных экосистемах и указал на необходимость участия микологов в программе «Возрождение Волги». **М. С. Боч** выступила с критикой деятельности руководящих органов Ботанического общества и высказала пожелание Президиуму РБО в своей работе больше уделять внимания секциям и комиссиям. **С. С. Харкевич** выступил с критическими замечаниями относительно некоторых моментов, связанных с организацией съезда, и дал краткую информацию о развитии ботаники на Дальнем Востоке. **Л. А. Кузнецов** (ЦО) обратил внимание на недостаточную активизацию научно-педагогического раздела деятельности РБО и поднял вопрос о необходимости более широкого обсуждения в рамках Общества проблемы преподавания ботаники в средних и высших учебных заведениях. **К. Ф. Хмелев** (Воронеж) отметил своевременность проведения в жизнь программы по возрождению Волжского бассейна и подчеркнул ту роль, какую смогли бы играть ботаники в ее реализации. **Б. К. Ганнибал** (ЦО) выступил с критическими замечаниями в адрес руководства РБО в связи с организацией съезда и затронул вопрос об участии ботаников, в частности специалистов по аридной растительности, в программе «Возрождение Волги». **Р. В. Камелин** проинформировал съезд о международном проекте «Флора Евразии». **Л. Е. Горбатенко** (ЦО) подчеркнула важность сохранения научных контактов между ботаниками разных научных центров. **В. С. Новиков** (Москва) отметил необходимость обсуждения в рамках РБО актуальных приоритетных проблем ботаники и публикации этих материалов в Ботаническом журнале, он также высказался в поддержку программы «Возрождение Волги», остановился на вопросе о возможности коммерческой деятельности Общества.

Участники съезда приняли несколько резолюций.

5 июня делегаты и гости съезда участвовали в ботанической экскурсии.

3 июня 1993 г. в г. Ульяновске под председательством вновь избранного президента РБО Рудольфа Владимировича Камелина состоялось первое заседание Совета РБО, на котором открытым голосованием были избраны вице-президенты, ученый секретарь и Президиум РБО.

Вице-президентами избраны: Л. Ю. Буданцев (СПб), В. И. Василевич (СПб), В. Н. Тихомиров (Москва); ученым секретарем — Н. С. Голубкова (СПб). В состав Президиума Совета РБО вошло 10 человек помимо президента, вице-президентов и ученого секретаря: Л. В. Аверьянов (СПб), Л. Н. Андреев (Москва), К. Л. Виноградова (СПб), В. Ф. Войтенко (Ульяновск), Г. А. Елина (Петрозаводск), И. Ю. Коропачинский (Новосибирск), Е. Л. Любарский (Казань), С. С. Харкевич (Владивосток), К. Ф. Хмелев (Воронеж), Б. А. Юрцев (СПб).

Н. С. Голубкова

Ботанический институт им В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 IX 1993

РЕЗОЛЮЦИИ I ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА РБО

RESOLUTIONS OF THE I DELEGATE'S CONGRESS OF THE RBS

I

Мы, делегаты I Делегатского съезда Российского ботанического общества, представляющие ботаников разных специальностей, работающих на всей территории Российской Федерации, собрались со 2 по 4 июня 1993 г. в г. Ульяновске для решения организационных вопросов.

В полном соответствии с законами Российской Федерации мы утверждаем решение Собрания представителей отделений Общества (г. Санкт-Петербург, 29 января 1992 г.) о восстановлении Российского ботанического общества.

Мы заявляем:

1. Российское ботаническое общество — общественная организация ботаников, преемственно продолжающая деятельность Русского (далее Российского, Всероссийского) ботанического общества, Всесоюзного ботанического общества (вплоть до 1992 г.).
2. Основная цель деятельности Российского ботанического общества — всемерное содействие развитию ботанической науки на территории Российской Федерации, что мы считаем важной составной частью культурного и духовного возрождения нашего государства.
3. Деятельность Российского ботанического общества организуется в соответствии с принятым нами Уставом РБО выбранными нами на съезде руководящими органами.
4. Все документы, принятые на съезде, публикуются на страницах печатного органа РБО — «Ботанического журнала».

Ульяновск 4 VI 1993

II

1. Учитывая, что экологический кризис биосферы раньше всего и наиболее разрушительно проявился на степных территориях России в связи с их земледельческим и промышленным освоением, перевыпасом на степных пастбищах, деградацией, дефляцией и смывом степных почв (в первую очередь

черноземов) и что дальнейшее усиление антропогенного пресса чревато окончательным уничтожением степных ландшафтов, степного биома, степных экосистем и биоты, истощением водных ресурсов степной зоны, необратимой и негативной трансформацией рельефа, участники съезда Российского ботанического общества обращаются к Правительству Российской Федерации, и в частности к Министерству охраны окружающей среды и природных ресурсов РФ, с предложением об учреждении государственной научно-технической комплексной программы «Сохранение и восстановление степей России», ставящей целью учет и изучение сохранившихся разрозненных участков степных сообществ, почв и экосистем, разработку и осуществление системы мер по сохранению степной биоты (флоры, фауны и микроорганизмов) и степных биоценозов и экосистем, их неистощительному использованию, а также по восстановлению степных экосистем и плодородия степных почв на части территории степной зоны, введению «степеоборота» и т. д. (проект подобной программы в 1992 г. был подготовлен Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова РАН и ВНИИприрода Минэкологии РФ и представлен в Миннауки РФ).

2. Ботаники России (институтов РАН и вузов), ответственные за изучение центрального — автотрофного — блока степных экосистем, готовы принять широкое участие в разработке и осуществлении данной программы.

Ульяновск 4 VI 1993

III

Заслушав и обсудив доклад директора Научно-исследовательского экологического центра (филиала МГУ) к. б. н. М. В. Шустова «О концепции экосистемных исследований в программе „Возрождение Волги“» и информационные сообщения представителей Экопарламента Волжского бассейна и Северного Каспия (ЭПВБ и СК) о возможностях сотрудничества РБО и Экопарламента в решении экологических проблем Поволжья, в частности в разработке Федеральной экологической программы «Возрождение Волги» и ее раздела «Создание единой системы особо охраняемых природных территорий и объектов Волжского бассейна (ЕС ООПТО ВБ)», съезд постановляет:

1) Отметить отсутствие традиционного для отечественной науки фундаментального экологического (экосистемного) подхода в существующем проекте программы «Оздоровление экологической обстановки и повышение ресурсного и хозяйственного потенциала Волжского бассейна и Северного Каспия (Возрождение Волги)».

2) Рекомендовать Научно-координационному совету (НКС) программы «Возрождение Волги» (г. Нижний Новгород) уделить более значительное внимание существующим фундаментальным экосистемным подходам при разработке и реализации программы «Возрождение Волги», а Экопарламенту — осуществить депутатский контроль и содействие в решении этой проблемы.

3) Рекомендовать Центральной организации и региональным отделениям РБО, расположенным в бассейне р. Волги, принять активное участие в разработке и реализации экологической программы «Возрождение Волги» и иных экологических мероприятиях на территории бассейна (в сфере компетенции РБО).

4) Рекомендовать Экопарламенту для методического и практического сотрудничества учреждения и организации с высоким научно-профессиональным потенциалом в сфере биологических наук: Научно-исследовательский экологический центр (филиал МГУ), Ботанический институт РАН, Зоологический институт РАН, Институт эволюционной морфологии и экологии животных РАН, Главный ботанический сад РАН, Всероссийский научно-исследова-

тельский институт растениеводства (ВИР), биофак МГУ, Институт лесоведения, Тверской госуниверситет, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Институт биологии внутренних вод РАН.

5) Направить настоящую резолюцию съезда РБО:

— Советнику Президента РФ по политике в области экологии и охраны здоровья;
— Минприроды РФ;
— Миннауки РФ;
— Комитету РФ по лесу;
— Оргкомитету Экологического совета субъектов Российской Федерации;
— Экопарламенту Волжского бассейна и Северного Каспия;
— экологической газете «Зеленый мир».

Ульяновск 4 VI 1993

IV

Съезд считает целесообразным создание на территории Сурского района Ульяновской области государственного заповедника с целью охраны ценных и редких видов растений и фитоценозов и рекомендует местным органам власти решить этот вопрос в соответствующем порядке.

Р. В. Камелин, Б. А. Юрцев

Ульяновск 4 VI 1993

УДК 581.9(234.84) © Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

В. В. Благовещенский, А. В. Масленников, А. Н. Мордвинов, Н. С. Раков, М. В. Шустов

ФЛОРИСТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

V. V. BLAGOVESHCHENSKY, A. V. MASLENNIKOV, A. N. MORDVINOV, N. S. RAKOV, M. V. SHUSTOV. FLORISTICAL AND ECOLOGICAL PROBLEMS IN CENTRAL PART OF THE VOLGA UPLAND

Рассмотрены история формирования и проблемы изучения флоры центральной части Приволжской возвышенности.

К центральной части Приволжской возвышенности относятся те ее регионы, где происходили основные тектонические процессы, приведшие к ее возникновению около 30 млн лет назад. В дальнейшем ее поверхность формировалась в результате взаимосвязанных процессов тектоники и денудации. Центральная часть Приволжской возвышенности занимает правобережные территории Ульяновской, Самарской (включая Жигули), Саратовской (самый север) областей и Татарстана, а также восточную часть Пензенской обл.

Современное состояние и особенности флоры и растительности этого региона невозможно понять без выяснения их исторического развития, а это связано с историей самой Приволжской возвышенности. Разумеется, большое значение в изменении флоры и растительности имели, как и в любом другом регионе, перемены климата (к моменту возникновения возвышенности климат был субтропическим, потом он неоднократно изменялся в основном в сторону похолодания и иссушения, что, конечно, сказывалось на составе флоры). Но очень важным было и изменение характера поверхности Приволжской возвышенности. В этом отношении для ботаников большое значение имеет разработанное геоморфологами учение о поверхностях выравнивания (применительно к Приволжской возвышенности особенно ценны труды казанского геоморфолога А. П. Дедкова). Из него следует, что первоначальная поверхность Приволжской возвышенности представляла собой высоко приподнятое дно палеоценового моря и была сложена сцементированным песчаным материалом. Тогда здесь преобладали каменистые субстраты, на которых росли преимущественно неприхотливые и светолюбивые хвойные деревья (кипарисовые и теплолюбивые сосны). Это подтверждается наличием в отложениях палеогена большого количества окаменелых древесин и даже крупных древесных стволов, относящихся именно к кипарисовым и сосновым. Примером может служить хорошо известное «баевское дерево» — целый окаменелый, распавшийся на куски ствол, относящийся к роду *Cupressinoxylon* — в Кузоватовском р-не Ульяновской обл.; много таких окаменелостей найдено в Инзенском, Барышском, Павловском районах, а также в Сызранском р-не Самарской обл. (Благовещенский, 1973).

К началу среднего миоцена тектоническое поднятие Приволжской возвышенности закончилось, началось выравнивание поверхности в результате денудационных процессов, что привело к возникновению так называемого верхнего плато. В это время поверхность Приволжской возвышенности была довольно однородной, покрытой более или менее мощными песчано-каменистыми отложениями палеогена. Однако большое разнообразие субстратов, появившихся за счет выветривания сливных песчаников, привело к появлению большого разнообразия во флоре и растительности.

Новое тектоническое поднятие в конце миоцена и первой половине плиоцена и последующее длительное опускание Приволжской возвышенности сильно оживили денудационные процессы. Началось разрушение верхнего плато, т. е. палеогенового чехла, особенно интенсивное на некоторых участках Приволжской возвышенности, что привело к формированию более низких поверхностей выравнивания — так называемых среднего и нижнего плато, и сейчас преобладающих на Приволжской возвышенности (особенно среднее плато). Следствием этого процесса был выход к поверхности более древних отложений — верхнемеловых (преимущественно карбонатных), нижнемеловых, реже — юрских и пермских. В результате появления чрезвычайно большого разнообразия субстратов на Приволжской возвышенности образовалась совершенно другая экологическая обстановка, что привело к резкому обогащению флоры и увеличению разнообразия растительности. Получила распространение кальцефильная флора; к этому же времени нужно отнести и появление меловых сосняков. Имело также значение и изменение климата. С одной стороны, на Приволжской возвышенности стали распространяться представители умеренной и даже холодостойкой флоры. С другой стороны, в связи с формированием степей в более южных регионах на Приволжскую возвышенность стали проникать многочисленные степные виды, что привело к образованию степей на участках, где отсутствовали лесорастительные условия, или к возникновению остепненных разреженных лесов.

В четвертичное время центральная часть Приволжской возвышенности никогда не покрывалась ледниками, хотя последние оказали определенное влияние на климат и, кроме того, создали новые местообитания для растений в виде песчаных древних ложбин стока, таких как, например, в Сурском р-не Ульяновской обл.

Давно признано, что Приволжская возвышенность была одним из рефугиумов флоры во время ледниковых периодов. Обычно за рефугиум признаются только Жигулевские горы. Безусловно, Жигули были важным убежищем флоры. Но мы считаем, что и другие возвышенные участки центральной части Приволжской возвышенности тоже были такими убежищами. Так, на Ундорских горах сохранялись дуб со своими спутниками, липа, сосна, ель; сейчас здесь встречается такой реликт, как ветреничка алтайская *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub. То же относится к Сенгилеевским горам, где сохранялись дуб, липа, сосна с их спутниками; сейчас здесь обитают такие реликты, как *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC., *Bupleurum aureum* Fisch., *Festuca altissima* All. Убежищами флоры могли быть и меловые возвышенности с меловой и обыкновенной сосной и с многочисленными кальцефильными видами растений. Но вообще для решения вопроса о рефугиумах флоры в центральной части Приволжской возвышенности требуется дальнейшее изучение.

До недавнего времени разные районы центральной части Приволжской возвышенности флористически и вообще ботанически были изучены неодинаково. Лучше всего были исследованы Жигули, так как они давно привлекают внимание ботаников, да и в самой Самарской обл. сформировался коллектив ботаников, успешно работающий и сейчас. В правобережной части Саратовской обл. давно проводят исследования саратовские ботаники, Пензенская обл. обстоятельно изучена И. И. Спрыгиным и его учениками, а правобережная часть Татарстана — казанскими ботаниками. Иначе обстояло дело с изучением флоры и растительности Ульяновского правобережья Волги. Правда, здесь раньше вели исследования многие выдающиеся ботаники, такие как С. И. Коржинский, Д. И. Литвинов, Б. А. Келлер, А. П. Шенников, Г. Э. Гроссет. Значение этих исследований чрезвычайно велико, но они обычно касались ограниченных районов и были непродолжительными. Исключение составляют исследования А. П. Шенникова (1919, 1924, 1930, 1936), продолжавшиеся целый ряд лет, но они затрагивали главным образом луга, которых сейчас, к сожалению, осталось очень мало. Поэтому общего представления о флоре и растительности Ульяновского Предволжья до недавнего времени не было или оно было неточным. Это связано с тем, что в Ульяновской обл. долгое время не было местных профессиональных ботаников. Положение изменилось после создания в 1932 г. кафедры ботаники во вновь организованном Ульяновском педагогическом институте. Правда, в довоенное время ульяновские ботаники так и не собрались заняться ботаническим изучением своего края. Первое обстоятельное флористическое исследование его было проведено в 1944 г. Р. Е. Левиной и С. В. Голицыным (1953), но оно ограничивалось г. Ульяновском и его окрестностями. В послевоенное время постепенно сложился достаточно большой коллектив ульяновских ботаников, благодаря чему за последние 47 лет Ульяновская обл. подверглась систематическому и планомерному ботаническому изучению. (Правда, за это время здесь вели исследования и другие ботаники. Так, можно указать на работу А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1957) по сосновым лесам и А. Д. Михеева по флоре и растительности Новоспасского и Радищевского районов). Одновременно на кафедре ботаники Ульяновского педагогического института начиная с 1946 г. стал создаваться научный гербарий Ульяновской обл., которого раньше не было, его развитие продолжается и сейчас.

В отношении флоры была поставлена задача — полное выявление видового состава высших, а по возможности и низших растений Ульяновской обл. По высшим сосудистым растениям эта задача была в значительной степени выполнена уже к 1980 г., когда был составлен первый конспект флоры Ульяновской обл. и на этой основе создан «Определитель растений Среднего Поволжья» (Благовещенский и др., 1984). В нем указано 1366 видов высших сосудистых растений. Однако в результате интенсивных флористических исследований выяснилось, что видовой состав растений, в том числе растений правобережной части Ульяновской обл., выявлен далеко не полно. Это привело к необходимости составления нового конспекта флоры в 1992 г., в нем уже зарегистрировано 1440 видов высших сосудистых растений из 544 родов и 113 семейств. Так, в естественных растительных сообществах найдено более 20 новых аборигенных видов, довольно редких для флоры средней полосы России, которые раньше просматривались (например, *Stipa korshinskyi* Roshev., *Schivereckia podolica*, *Ferula caspica* Bieb., *Serratula tanaitica* P. Smirn. и др.). Кроме того, описаны новый для науки вид льнянка волжская *Linaria volgensis* Rakov et Tzvel. (Раков, Цвелев, 1992), найденная около с. Акуловка Николаевского р-на Ульяновской обл., а также новый гибридогенный вид ветреничка Коржинского *Anemonoides* × *korzhinskyi* Saksonov et Rakov (Саксонов, Раков, 1992) — гибрид ветренички алтайской и ветренички лютиковой. Но флора сильно пополнилась и за счет адвентивных растений преимущественно американского происхождения (*Bidens frondosa* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. rubescens* Rydb., *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake, *Oenothera depressa* Greene, *O. rubicaulis* Klebahn.). Видимо, они распространились в сравнительно недавнее время. Наконец, были найдены и некоторые одичавшие культурные растения. Необходимо отметить, что в целом флора высших сосудистых растений правобережной части Ульяновской обл. отличается бóльшим флористическим богатством по сравнению с флорами соседних регионов. Это объясняется не только ее географическим положением и антропогенным влиянием, но и чрезвычайным разнообразием местообитаний, что связано с историей развития поверхности Приволжской возвышенности, о чем уже было сказано ранее.

До недавнего времени очень слабо изученными в центральной части Приволжской возвышенности оставались мохообразные и лишайники. Сведения о наиболее распространенных видах имелись преимущественно в геоботанических работах. Теперь этот пробел в значительной степени восполнен. По мхам за последние годы А. Н. Мордвиновым (1991) проведено обстоятельное исследование всей территории центральной части Приволжской возвышенности, а по сфагновым мхам — ульяновскими болотоведами И. В. Благовещенским и Н. В. Благовещенской (1982). На этой территории было выявлено 237 видов мохообразных, в том числе 29 видов печеночных и 208 видов листостебельных мхов. Флора мохообразных охарактеризована как неморально-бореальная, но с наличием ряда таксонов с аридными чертами. Изучено распределение мохообразных по типам местообитаний и различным выделам растительности. Произведен географический анализ бриофлоры данного региона.

За последние годы также проведены исследования лихенофлоры Приволжской возвышенности, особенно ее центральной части (Шустов, 1988, 1992). В результате этих исследований выявлено около 300 видов лишайников, относящихся к 70 родам и 30 семействам. Наиболее распространенными семействами оказались кладониевые, пармелиевые, леканоровые, лицидиевые, фисциевые, составляющие более 60% всей флоры лишайников. Изучено распределение лишайников по местообитаниям и растительным сообществам. С ботанико-географической точки зрения представляют интерес арктоальпийские, гипоарктомонтанные, монтанные и аридные средиземноморские виды, многие из которых являются третичными и четвертичными реликтами.

Однако изучение состава флоры центральной части Приволжской возвышенности нельзя считать законченным. Остается еще много проблем. Не все участки естественной растительности достаточно полно изучены во флористическом отношении. Возможно обнаружение не только новых для региона видов растений, но и новых для науки видов. Это касается как высших сосудистых растений, так и мохообразных и лишайников. Особое внимание следует обратить на изучение таких сложных в систематическом отношении родов, как *Hieracium*, *Alchemilla*, *Euphrasia*, *Taraxacum* и др. В дальнейшем изучении нуждаются все синантропные растения, состав которых очень подвижен; возможно появление в нашем регионе новых видов. Чрезвычайно слабо изучены в центральной части Приволжской возвышенности водоросли и грибы, широких научных исследований по этим группам не проводилось, их полный видовой состав неизвестен. Это объясняется еще и отсутствием местных специалистов.

Помимо выяснения состава флоры очень важны ее ботанико-географический, историко-флористический и экологический анализы. Ботанико-географический анализ флоры высших сосудистых растений Ульяновской обл. был в 70-е годы проделан Ю. А. Пчелкиным (1974), защитившим на эту тему кандидатскую диссертацию. Им разработано также флористическое районирование Ульяновской обл., в том числе ее правобережной части. Ботанико-географический анализ центральной части Приволжской возвышенности был сделан А. Н. Мордвиновым (1991) по мохообразным и М. В. Шустовым (1988, 1992) по лишайникам, о чем уже было сказано.

Не менее важен историко-флористический анализ флоры, т. е. выяснение вопроса, за счет чего формировалась современная флора в процессе ее исторического развития. Учитывая тот факт, что центральная часть Приволжской возвышенности (во всяком случае ее отдельные участки) во времена плейстоцена была убежищем флоры, можно утверждать, что основой современной флоры является плиоценовая (доледниковая) флора, правда, значительно обедненная. Она была представлена лесными, степными и болотными видами растений, причем преобладали лесные виды, так как облесенность Приволжской возвышенности была не менее 80%. После отступления ледника Приволжская возвышенность стала одним из очагов миграции растений на освободившуюся из-подо льда территорию; при этом часть лесных, степных и болотных видов осталась на месте, одни из них сохранили широкое распространение, другие стали более или менее редкими. В то же время в связи с потеплением и аридизацией климата началось проникновение на Приволжскую возвышенность новых степных и даже полупустынных видов (*Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., *Artemisia lerchiana* Web. ex Stechm., *A. commutata* Bess., *A. nitrosa* Web. ex Stechm., *Atraphaxis spinosa* L.) из южных, уже вполне остепненных районов. В более позднее время процессу ксерофитизации флоры Приволжской возвышенности способствовал человек, начавший массовое уничтожение лесов. В меньшей степени в послеледниковое время происходила миграция на Приволжскую возвышенность растений с запада (*Fraxinus excelsior* L., *Salvia glutinosa* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull и др.) и востока (например, *Cacalia hastata* L.).

Следующая важная проблема — экологический анализ флоры центральной части Приволжской возвышенности. Речь идет о квалификации видов растений по жизненным формам и экологическим типам. Частично эта работа уже осуществлена. Так, в «Определителе растений Среднего Поволжья» (Благовещенский и др., 1984) для каждого вида указана жизненная форма. Однако многие виды в эколого-морфологическом отношении изучены недостаточно, поэтому потребуются значительные уточнения. Такая же работа проделана по мхам Мордвиновым и по лишайникам Шустовым. Однако обобщающих работ по экологическому анализу флоры этого региона еще нет. Необходима разработка спектра жизненных форм растений как для всей центральной части Приволжской возвышенности, так и для отдельных ее регионов и растительных формаций.

Злободневные проблемы нашего времени — охрана флоры и растительности, выделение территорий с тем или иным заповедным режимом. Эти проблемы чрезвычайно актуальны для центральной части Приволжской возвышенности. М. В. Шустов и В. С. Шустов (1992), объехав почти всю Приволжскую возвышенность, убедились в том, что ненарушенные коренные поволжские дубравы остались лишь в считанных местах; то же относится и к другим лесам, степям, лугам и болотам. Поэтому вопросы о выделении заповедных территорий и эффективном осуществлении в них заповедного режима нужно решать незамедлительно.

Первоначально еще В. Н. Сукачевым (1914) был поставлен вопрос об охране флоры и растительности Жигулей, но Жигулевский заповедник был создан только в 1927 г., в чем немалая заслуга И. И. Спрыгина. К сожалению, после создания заповедник неоднократно терял свой статус. В дальнейшем стало очевидным, что в заповедном режиме нуждаются не только Жигули, но и многие другие территории центральной части Приволжской возвышенности. Особенно мощное природоохранное движение во всех регионах Среднего Поволжья, в том числе и в Ульяновской обл., началось в 60-е годы, которое продолжается и сейчас.

Прежде всего появился интерес к редким и исчезающим растениям. Ульяновские ботаники наряду с общими флористическими и геоботаническими исследованиями стали уделять большое внимание выявлению и изучению популяций редких растений. В результате была опубликована книга «Редкие и исчезающие растения Ульяновской области» (Благовещенский и др., 1989). В ней для каждого вида указаны степень редкости по принятой классификации, жизненная форма, распространение и рекомендуемый заповедный режим. В дальнейшем эта работа была продолжена и обнаружен еще целый ряд новых редких растений. В настоящее время во всей Ульяновской обл. насчитывается 436 видов редких и исчезающих растений, что составляет более 30% всей флоры области, причем бóльшая часть редких растений приходится на Приволжскую возвышенность. Около 40 видов растений за последние десятилетия вообще исчезли из флоры области; 30 видов занесены в «красные книги» СССР (1984) и РСФСР (1988).

Редкие растения представлены разными категориями.

1) Реликтовые виды, которых у нас насчитывается 30. Больше всего реликтов третичного времени (плиоценовых и миоцен—плиоценовых). Это лесные (сосна меловая, ветреничка алтайская, брусника, клевер Спрыгина, овсяница лесная и др.), степные (глобулярия крапчатая, шиверекия подольская и др.), болотные (клюква, багульник, болотный мирт и др.) и водные (*Salvinia natans* (L.) All., *Trapa natans* L.) виды. Особо следует сказать о *Globularia punctata* Lapeyr. Это реликтовый вид с сильно разорванным (дизъюнктивным) ареалом. В «Красной книге СССР» (1984) показаны не все его местонахождения в Ульяновской обл. В результате наших исследований установлено, что глобулярия довольно широко распространена в южных районах правобережной части области и бывает очень обильной, особенно в Новоспасском р-не. В «Красной книге РСФСР» (1988) были использованы эти новые данные.

2) Эндемичные виды (палео- и неоэндемики), их насчитывается на Ульяновском правобережье 29 видов. Это левкой душистый, молочай волжский, целый ряд видов астрагалов, льнянка волжская, ковыль Коржинского, копеечник крупноцветковый, овсяница волжская и др.

3) Виды, находящиеся на границах своих ареалов, их более 100. Больше всего отмечено видов, находящихся на северных и южных границах своего распространения, что связано с историей формирования флоры нашего региона, о чем уже говорилось выше. На южных границах своего ареала обитают 43 вида, основной ареал которых приходится на лесную зону и даже на лесотундру и тундру. Это ель обыкновенная, можжевельник обыкновенный, багульник болотный, клюква болотная, голубика, различные виды грушанковых и др. На северных границах своего распространения обитают 38 видов, основной ареал которых приходится главным образом на степную зону и отчасти на полупустыню. Это адонис весенний и летний, валериана клубненосная, караганник кустарниковый, эфедра двуколосковая, ряд видов полыней и ковылей и др. Из других видов наибольший интерес представляет ясень обык-

новенный, находящийся на восточной границе своего распространения: он доходит только до Волги (Шустов, 1966).

4) Виды, численность которых значительно сократилась из-за разнообразной хозяйственной деятельности человека, хотя в недалеком прошлом они были довольно обильны. Из них можно назвать валериану лекарственную, синюху голубую, авран лекарственный, горечавку крестовидную и легочную и др. В дальнейшем необходимо искать пути к восстановлению численности некоторых редких растений, в особенности если они имеют большую хозяйственную ценность.

Исследования последних лет по изучению флоры мхов (Мордвинов, 1991) и лишайников (Шустов, 1988, 1992) показали, что и среди этих растений имеются редкие виды. Из 237 мохообразных центральной части Приволжской возвышенности 53 вида признаны редкими, известными не более чем из двух пунктов, или обычными в пределах небольшого региона. Во флоре лишайников центральной части Приволжской возвышенности из 300 видов 40 видов лишайников являются редкими.

В целом важнейшая задача на будущее — дальнейшее углубленное изучение популяций различных групп редких растений с целью их сохранения, увеличения их устойчивости и численности. Особенно интересны карбонатные субстраты, на которых произрастает очень много редких растений (Благовещенский, 1952). Сейчас ведется работа по изучению кальцефильной флоры центральной части Приволжской возвышенности. Много редких растений и среди псаммофитной флоры на песчаных субстратах. Теперь начинается более углубленное изучение этой флоры. Редкие болотные и водные растения изучались и раньше, но эти работы нужно продолжить. Чрезвычайно важно углубленное изучение поведения видов растений на границах их ареалов, как уже это было проделано с ясенем обыкновенным. Например, желательно обстоятельно изучить ель на южной границе ее распространения на Приволжской возвышенности.

Сохранение и воспроизводство редких растений, как и растительных сообществ, возможно только при развитии широкой сети охраняемых территорий, но с действенным режимом охраны. К настоящему времени в правобережной части Ульяновской обл. выделено около 100 памятников природы, однако не все они еще утверждены местными властями (Ценные..., 1986). Среди них есть реликтовые леса, сохранившие черты коренных фитоценозов: сосняки-зеленомошники, сосново-широколиственные леса, широколиственные леса, меловые сосняки (Благовещенский, 1992); степные и лесостепные участки на меловых холмах с кальцефильной флорой и многими редкими видами растений, такие как Суруловская лесостепь в Новоспасском р-не, где обильна глобулярия, и Средниковская лесостепь в Радищевском р-не (Благовещенский, Благовещенская, 1985). Уникальным памятником природы является урочище Скрипинские Кучуры в Тереньгульском р-не, где сохранилась первичная каменистая поверхность Приволжской возвышенности, поросшая соснами. Много памятников природы выделено среди болотных массивов, преимущественно это переходные, реже верховые болота, а также торфяные сплавины озер с многими северными видами растений (Благовещенский, 1987). Сеть памятников природы следует расширять. Так, желательно выделить памятники природы с песчаными степями: хотя последние на Приволжской возвышенности большей частью вторичны, в них много специфических и редких видов растений. Следует также создавать заповедный режим на немногих участках с засоленными почвами. В правобережной части Ульяновской обл. есть несколько охотничьих и зоологических заказников, но в них имеются и ценные ботанические объекты, которые взяты под охрану. Так, в Старокулаткинском зоологическом заказнике есть урочище Золотая гора, где отмечено много редких видов растений.

На Приволжской возвышенности имеется замечательный заповедник «Жигулевский», но в целом на этой территории заповедников мало; на Ульяновском правобережье Волги их вообще нет, хотя вопрос об открытии заповедника был поставлен давно и сейчас является актуальным. Было бы целесообразно, чтобы Ульяновский государственный заповедник состоял из нескольких участков. Самый крупный из них должен находиться в Сурском р-не, в междуречье Суры и Барыша и на прилегающей территории, где на песчаных древних ложбинах стока имеются хорошо сохранившиеся сосновые леса, торфяные болота, ель на южной границе своего распространения и много редких растений. Другой участок — Сурская шишка, где берут начало реки Сура, Барыш, Инза, Сызранка, имеются древние сосновые леса доледникового возраста и оз. Светлое с торфяной сплавиной и северными видами растений. Более мелкими участками заповедника могут быть Суруловская и Средниковская лесостепи на меловых холмах, а возможно, и другие участки с кальцефильной флорой, Сенгилеевские реликтовые леса с Шиловской лесостепью, а также урочище Скрипинские Кучуры.

Было бы хорошо, если бы I Делегатский съезд Российского ботанического общества оказал поддержку в создании Ульяновского государственного заповедника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благовещенский В. В. Динамика растительности на меловых обнажениях Среднего Поволжья // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 4. С. 442—457.

Благовещенский В. В. Об изучении и охране окаменелых древесин в палеогеновых отложениях Приволжской возвышенности // Уч. зап. Ульяновского пед. ин-та. 1973. Т. 27. Вып. 7. С. 21—26.

Благовещенский В. В. Проблемы охраны и восстановления лесных биогеоценозов Приволжской возвышенности в связи с их историей // Тез. докл. Междунар. совещ. «Состояние растительных ресурсов Восточной Европы». Ульяновск, 1992. С. 123—126.

Благовещенский В. В., Благовещенская Н. Н. Создание степных заказников в Среднем Поволжье // Региональные проблемы экологии. Ч. I. Тез. докл. Ульяновск, 1985. С. 106—107.

Благовещенский В. В., Раков Н. С., Шустов В. С. Редкие и исчезающие растения Ульяновской области. Саратов, 1989. 95 с.

Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С., Старикова В. В., Шустов В. С. Определитель растений Среднего Поволжья. Л., 1984. 392 с.

Благовещенский И. В. Значение, охрана и рациональное использование болот Ульяновской области // Краеведческие зап. Ульяновского обл. краевед. музея. 1987. Вып. 7. С. 66—67.

Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В. Некоторые данные о распространении сфагновых мхов Ульяновского Предволжья // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 993—996.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 592 с.

Красная книга СССР. Т. 2. М., 1984. 680 с.

Левина Р. Е., Голицын С. В. Флора города Ульяновска и его окрестностей и возможности ее использования // Краеведческие зап. Ульяновского обл. краевед. музея. 1953. Вып. 1. С. 87—101.

Мордвинов А. Н. К бриофлоре центральной части Приволжской возвышенности // Тез. докл. конф. «Бриология в СССР, ее достижения и перспективы». Львов, 1991.

Пчелкин Ю. А. Ботанико-географический анализ флоры Ульяновской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1974. 22 с.

Раков Н. С., Цвелев Н. Н. Новый вид рода *Linaria* (*Scrophulariaceae*) из Ульяновской области // Нов. сист. высш. раст. 1992. Т. 29.

Саксонов С. В., Раков Н. С. *Anemonoides* × *korzhinsky* (*Ranunculaceae*) — новый гибридогенный вид из Среднего Поволжья // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 111—113.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Материалы к распределению сосновых лесов Приволжья // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1957. Вып. 11. С. 309—338.

Сукачев В. Н. Об охране природы Жигулей // Зап. Симбирского естеств.-историч. музея. 1914.

Ценные ботанические объекты Ульяновской области. Ульяновск, 1986. 95 с.

Шенников А. П. Луга Симбирской губернии. Вып. 1. Симбирск, 1919. 201 с.; Вып. 2. Самара, 1924. 70 с.

Шенников А. П. Волжские луга Средневолжской области. Л., 1930. 386 с.
Шенников А. П. Средневолжские луга через 15 лет // Сов. ботаника. 1936. № 6.
Шустов В. С. Биологическая и фитоценотическая характеристика ясеня обыкновенного на восточной границе его распространения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1966. 25 с.
Шустов В. С., Шустов М. В. Проблемы инвентаризации и современное состояние растительности Приволжской возвышенности // Тез. докл. Междунар. совещ. «Состояние растительных ресурсов Восточной Европы». Ульяновск, 1992. С. 172—173.
Шустов М. В. Лишайники центральной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 522—530.
Шустов М. В. К изучению лишайников Поволжья // Тез. докл. Междунар. совещ. «Состояние растительных ресурсов Восточной Европы». Ульяновск, 1992. С. 117—118.

Ульяновский педагогический институт

Получено 20 IV 1993

SUMMARY

The history of the flora formation and the problems of its study in the central part of the Volga Upland are presented in the article.

УДК 582.28.71

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

И. В. Каратыгин

ГРИБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ И ИХ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

I. V. KARATYGIN. FUNGAL ORGANISMS AND THEIR SIGNIFICANCE IN EVOLUTION OF ECOSYSTEMS

Показана значительная роль грибных организмов в эволюции экосистем. При этом особое внимание уделено симбиотрофам, паразитам и сапротрофам. Палеоботанические данные свидетельствуют о значительной активности грибов в экосистемах прошлого, в особенности в качестве деструкторов растительного материала и стабилизаторов первых наземных растительных сообществ. Древний симбиоз грибов и водорослей расценивается как важная предпосылка для возникновения наземных сосудистых растений. Подчеркивается значение работ А. М. Уголева и В. О. Таусона для обоснования «трофоценотического» сценария освоения суши наземными растениями и роли гетеротрофных организмов, в частности грибов, в этом процессе. Обсуждается роль микоризы в эвлюции растительных сообществ как интегрирующего и стабилизирующего фактора. Паразитные грибы, так же как и фитофаги, в значительной степени оказали влияние на химическое и таксономическое разнообразие растений.

Одним из важных обобщений, касающихся эволюции экосистем, является сформулированное В. И. Вернадским (1980) положение о существовании на Земле начиная с докембрия развитой микробиальной жизни в виде сбалансированных биоценозов. При этом он особо подчеркивал, что «...мир микроорганизмов — это самая мощная биогенная планетная геологическая сила, самое мощное геологическое проявление живого вещества» (Вернадский, 1980 : 163).

Однако если растения всегда рассматривались в качестве важнейшего компонента прошлых и современных экосистем, то роль грибов в их функционировании явно недооценивалась. Лишь сравнительно недавно было привлечено внимание к планетарному значению грибов в биосферных процессах прошлого. Результаты палеоэкологических исследований последних лет все более проясняют значение грибов в переломные моменты эволюции органического мира: в происхождении наземных растений, освоении ими суши, стабилизации и дифференциации растительных сообществ, в динамике атмосферного состава, а также в формировании палеопочв. Появляются исследования, в которых грибы расцениваются как элемент, обладающий существенной геологической силой: подчеркивается их значение в процессах седиментации, выветривания горных пород, разрушения минералов. Как биодеструкторы грибы играют важную роль в круговороте углерода, являясь активным поставщиком углекислого газа в атмосферу.

В последнее десятилетие крупный вклад в теорию экосистемной эволюции внес академик А. М. Уголев (1985, 1988 и др.). Для микологии его исследования и обобщения чрезвычайно важны, поскольку помогают верно и точно понять роль грибов в функционировании экосистем. Согласно Уголеву, биосферу следует рассматривать как трофосферу, состоящую из разнообразных трофоценозов, сосуществующих в виде цепей или сетей (блоков), обеспечивающих круговорот веществ и энергии. Организмы, входящие в трофоценозы, сочетаются по определенным закономерностям — парагенетическим связям, в которых значение имеет не их родство, а функциональное место в круговороте веществ. В связи с этим эволюция видов или иных таксономических групп организмов лимитирована «экологическими лицензиями» в пределах эволюирующих экосистем (трофоценозов) и ограничена рамками последних. По Уголеву, ауто- и гетеротрофы в пределах трофоценозов обречены на взаимную параллельную коэволюцию. При таком трофоценотическом подходе организмы-гетеротрофы, в частности грибы, следует рассматривать как необходимый и равноправный с фотосинтезирующими растениями компонент экосистем.

Действительно, грибы — часть живого покрова Земли — тонкой, но биологически весьма активной мицелиальной пленкой покрыли поверхность суши. Они занимают особый экогоризонт и в качестве редуцентов играют роль посредников между живым и косным веществами биосферы. Целесообразно говорить о микокалимме, т. е. обо всей совокупности физиологически активного мицелия Земли, осуществляющего в качестве своей важнейшей функции деструкцию органического вещества в основном растительного происхождения. В частности, в лесной подстилке 78—90% биомассы всех микроорганизмов составляет именно грибная биомасса (Frankland, 1982; Christensen, 1989). Длина грибных гиф в 1 г сухой почвы лиственного леса составляет около 393 м, а в 1 г гумуса, располагающегося непосредственно под подстилкой, достигает 4—8 км (Christensen, 1989). В хвойном лесу (Швеция) сравнимые цифры варьировали от 15 000 до 2000 м на 1 г сухого вещества почвы минерального горизонта и 66 900 м на 1 г почвы из органического горизонта (Bååth, Söderström, 1979). Сельскохозяйственные почвы содержат 100—360 м гиф на 1 г сухой почвы (Elmholt, Kjoller, 1987).

В последнее время исследователи обращают внимание также на недооцененное, но существенное значение грибов в разложении органического материала в морских экосистемах, хотя степень деструктивных процессов, вызываемых грибами в морях, еще не понята. В работах E. Jones (1982, 1988) показано, что в морских экосистемах грибы как биодеструкторы значительно более активны, чем это считалось ранее.

К настоящему времени известно и описано свыше 70 тыс. видов грибов, что, видимо, составляет около 5% видов, реально существующих в природе. Предполагаемое же число видов грибов Земли достигает примерно 1.5 млн (Hawksworth, 1991). Все эти виды грибов в той или иной степени связаны с жизнедеятельностью около 280 тыс. видов сосудистых растений как биотрофы, некротрофы или сапротрофы. Кроме того, примерно 13.5 тыс. видов грибов насчитывается среди микобионтов лишайниковых ассоциаций. Лишь 1.5% видов грибов связаны с представителями животного царства как зоо- и антропофилы.

«Самобытность» грибов, т. е. специфика их воздействия на окружающую среду, заключается в том, что их ферментативный аппарат направлен на деструкцию преимущественно лигно-целлюлозного комплекса растений. Мицелиальный таллом с его интрузивным апикальным ростом позволяет грибам заселять ткани и осуществлять деструкцию этих тканей у растений, недоступных для заселения и разрушения иными микроорганизмами. В связи с этим представители именно этих двух царств органического мира оказались тесно взаимосвязанными в своей жизнедеятельности со времени возникновения. Они прошли длительный период коэволюционного тандемного развития, играя ведущую роль в функционировании прошлых и современных экосистем.

После работ Уголева в исследованиях по историческому развитию экосистем особенно отчетливо стал ощущаться недостаток сведений о роли организмов именно гетеротрофного блока трофоценозов — редуцентов, и в частности грибов. Этот недостаток обнаруживается, например, в работах по истории развития наземных экосистем и биосферы как самой крупной экосистемы (Будыко, 1977; Жерихин, 1978; Шиманский, 1987; Колчинский, 1990, и др.), в которых грибы не упоминаются вовсе. На это же обстоятельство применительно к гетеротрофным бактериям обращал внимание Г. А. Заварзин (1987).

Истоки взаимоотношений между грибами и растениями уходят в докембрий, когда сформировались первые ценозы и произошло разделение эукариотов на животных, грибы и растения (Соколов, 1976). Древность грибов, восходящая к докембрию, находит подтверждение также в современных данных молекулярной микологии по секвенированию малых рибосомальных частиц РНК (Hori, Osawa, 1987). Однако первой хорошо документированной находкой следов деятельности грибов можно считать лишь следы активности мицелия эндолитических грибов в остатках фауны моллюсков в морских экосистемах верхнего докембрия (Taylor, 1990). Что касается прочих многочисленных указаний на наличие грибов в докембрии, то они являются спорными, сомнительными, в том числе и атрибуции сотрудников Института докембрия РАН.

Как известно, в ордовике—силуре произошло важнейшее событие в эволюции биосферы и всех наземных экосистем — выход растений на сушу с последующим «растеканием» по ней живого вещества. За период в 50 млн лет сложилась исключительно разнообразная наземная растительность, и девонские растения за сравнительно короткий срок приобрели сложную организацию, которая в последующем менялась лишь по линии второстепенных деталей. Все основные группы растений (кроме цветковых) сложились в девоне. Требовалось нетривиальное объяснение подобного расцвета биоразнообразия сосудистых растений, поскольку выдвигавшиеся причины физико-химического характера казались недостаточно убедительными.

Таким нетрадиционным объяснением может служить гипотеза симбиогенной коэволюции грибов и растений (Pirozynski, Malloch, 1975; Pirozynski, 1981), основанная главным образом на палеоботаническом материале по «археомикоризам». Суть гипотезы состоит в следующем. Выход растений на сушу и формирование первых наземных растительных сообществ в девоне осуществились благодаря союзу (симбиозу) грибов и предковых форм сосудистых растений. Имело место как бы усложнение организации растений и их экологической пластичности через согласование путей метаболизма кобионтов, через формирование прочной сцепки двух ранее сложившихся блоков — гетеротрофного и аутотрофного. Речь идет о качественно новых образованиях, своего рода двойных организмах — микофитах, которые освоили сушу, обеспечили стабилизацию первых наземных растительных сообществ и их процветание до сего дня.

В бедных минеральными солями субстратах ордовика и силура, где многие элементы-органогены находились в минимуме, осмотрофные грибы в растениях без корневой системы играли роль своего рода «брокеров» — поставщиков и распределителей дефицитных биогенных элементов («экологической валюты»). Сказанное относится в первую очередь к фосфору, связанному с энергетикой растений. Таким образом, расцвет биоразнообразия сосудистых растений в девоне и последующая стабилизация первых, весьма хрупких и непрочных наземных экосистем обязаны симбиозу мико- и фитобионтов.

Однако гипотеза Pirozynski—Malloch выглядит скорее интригующей, чем убедительной. Ее достоинство — акцентирование внимания на значении деятельности грибов в экосистемах прошлого и привлечение идей симбиогенеза для объяснения крупных экосистемных событий. В то же время определенным недостатком гипотезы является ее очевидная фрагментарность: она не носит всеобъемлющего характера, в ней причина крупного биосферного события сведена лишь к проблеме отношений между макро- и микроорганизмами. Гипотеза основана на случайном событии, а не на закономерном развитии биосферных процессов. Очевидно, что проблему освоения суши растениями необходимо рассматривать, исходя из правил эволюции экосистем. Выход растений из моря на сушу — не индивидуальный акт, предпринятый какой-то изолированной от других организмов таксономической группой растений, а событие биоценотическое.

Растения могли выйти на сушу и несимбиотическим путем, однако подобный выход, несомненно, происходил в рамках, по терминологии Уголева (1988), «общего трофического контура», в котором существенную роль играли организмы гетеротрофного блока, в том числе и сапротрофные грибы. В связи с этим грибы-сапротрофы играли не меньшую роль в освоении суши растениями, а возможно, даже и бóльшую, чем биотрофные эндофиты.

Этой теме посвящены работы В. О. Таусона (1936, 1941, 1947), подчеркивавшего сопряженный характер эволюции грибов и растений. В частности, согласно Таусону, группы сапротрофных грибов, разлагавших на побережьях остатки водорослей, существовали задолго до появления на суше риниофитов и впоследствии приспособились к разложению растительных остатков первых поселенцев суши. Это предположение подтверждается современными палеомикологическими находками сапротрофных грибов в ордовике и силуре (Krassilov, 1981; Sherwood-Pike, Gray, 1985). Таусону также принадлежит установление закономерности, согласно которой с течением геологического времени происходит усиление деструктивной деятельности микроорганизмов. Растительные сообщества, возникшие в кайнозое, отличаются более эффективным круговоротом веществ, более ускоренным разложением растительной массы, характеризуются почвами с бóльшими и все возрастающими запасами подвижной органики по сравнению с растительными сообществами более ранних периодов. Согласно Таусону, исторической предпосылкой для возникновения обширной группы лигнинразрушающих аско- и базидиомицетов оказался переход в девоне от простертых низкорослых, дихотомических ветвящихся форм растений к прямостоячим древовидным формам. Первая же лигнификация клеток у раннедевонских растений скорее всего возникла как защитный механизм — раневая реакция на активность сапротрофных и паразитных грибов.

Если на ранних этапах эволюции наземных экосистем в силуре—девоне симбиотические связи грибов с сосудистыми растениями имели для последних подчас решающее значение, то в последующие периоды роль таких симбиозов заключалась скорее в стабилизации растительных сообществ, в сохранении и «упорядочении» достигнутого, а не в образовании каких-либо эволюционных новаций.

Значительную роль в равновесии современных растительных сообществ играет такое яркое биологическое явление, как микориза. Несмотря на большой размах исследований по микоризе, ее подлинное значение в фитоценозах до сих пор остается недооцененным. Между тем микориза имеет широчайшее распространение в природе. Еще В. Р. Вильямс (1922) интуитивно оценивал количество микотрофных растений в 90% от их общего числа. Такая оценка распространенности микоризы в растительном мире ныне подтверждена при компьютерном анализе имеющихся работ по микоризе (Newman, Reddell, 1987; Trappe, 1987). Свыше 9/10 всех современных растений имеют микоризу. Практически отсутствуют растительные сообщества, в которых не действовал бы этот механизм их интеграции и стабилизации.

Экологическая сущность микоризы и ее роль в экосистемах заключаются в ускорении миграции биогенных элементов, необходимых растениям, за счет увеличения «быстроты их оборачиваемости» через грибной мицелий, что повышает в конечном итоге жизнеспособность растений. Микориза обеспечивает прямую энергетическую связь отмерших растений из предыдущих поколений с рецентными растениями одной экосистемы, как бы принимая участие в своего рода частичном «воскрешении» разложившихся растений.

Согласно М. М. Камшилову (1979), интенсификация круговорота веществ в экосистемах может достигаться путем встраивания разнообразных дополнительных звеньев в систему круговорота. Таким звеном, усиливающим интегративность экосистем и содействующим ускорению в них оборота биогенных веществ, является микориза. Микориза содействует уплотнению растительного материала на ограниченных территориях. Иными словами, дефицит биогенных элементов в экосистемах в значительной степени компенсируется, преодолевается их включением в биотический круговорот микоризой. При всем разнообразии форм микоризу можно рассматривать как механизм, направленный на поддержание энергетической устойчивости экосистем, препятствующий рассеянию в них энергии. Микориза уменьшает энтропию в экосистемах и повышет «экономичность» их функционирования. Однако количественная сторона вклада микориз в биоэнергетику конкретных растительных сообществ до сих пор не исследована.

Во многом по-новому позволяет оценить характер отношений между организмами в экосистемах концепция, названная «социальным комплексом организмов» (Harley, Smith, 1983). Центральным звеном в этой концепции является новое представление о роли микоризы в экосистемах. Многие положения этой концепции были сформулированы еще в 30-х годах Вильямсом и в последние годы подтверждены рядом экспериментальных исследований, в частности с использованием меченых атомов. Суть этой концепции состоит в том, что в растительных сообществах растения многих видов разных возрастов и различных вегетационных слоев оказываются как бы взаимосвязанными посредством мицелия микоризных грибов, по которому минеральные вещества и углеводы способны перераспределяться в пределах сообщества от одних растений к другим. Мицелий микоризных грибов может способствовать флористическому разнообразию в экосистемах вследствие транслокации продуктов фотосинтеза через общий мицелий, например от доминирующих растений к «второстепенным» растениям фитоценоза или к подросту. Вследствие слабой специализации один грибной индивид (штамм)\ возбудителя эндомикоризы способен вступать в симбиотические связи со многими особями как одного вида, так и разных видов растений. В свою очередь одна особь растения может инфицироваться микоризой от нескольких видов грибов — возбудителей экто- и эндомикориз. В тканях корневой системы растений, а также в почве возможны анастомозы между гифами разных особей. Растения, связанные мицелием, таким образом, можно уподобить своего рода сообщающимся сосудам. В любом растительном сообществе корневые системы растений разных видов оказываются погруженными вместе в сложную сеть мицелиев (матрикс) различных видов грибов. Микориза в таком сообществе выступает как некий интегрирующий механизм, определяющий его физиологическую целостность. В итоге растения в фитоценозах оказываются интегрированными в гораздо большей степени, чем это считалось ранее. Явление «социального комплекса» вскрывает также новые механизмы конкуренции, происходящей среди растений. Конкуренция в сообществах за минеральные вещества почвы и воду осуществляется не просто между изолированными особями одного или разных видов растений, а между растениями, находящимися на общем мицелиальном матриксе. В этой ситуации микориза, участвуя в перераспределении биогенных элементов, оказывает определенное воздействие на конкурентные отношения между растениями в сообществе. Успех в этой конкуренции зависит скорее от эффективности связей растений с микоризными грибами, чем от отношений растений между собой. Еще предстоит оценить в полной мере значение явления «социального комплекса» для функционирования современных экосистем. Однако будущее экологии растений видится не просто в исследовании отношений растений между собой и с внешней средой, а в изучении этих отношений с учетом активности микоризного мицелия растительных сообществ.

За последние годы значительный размах приобретают исследования по проблеме эндофитизма грибов. Эта проблема обещает стать равной по своей биологической значимости проблеме микоризы для растительных сообществ. Действительно, хотя факты обитания грибов в надземных частях растений без признаков антагонизма между ними (миконосительство) были известны давно, лишь сейчас экологи подходят к осознанию роли этих организмов в жизни растений.

Практически во всех без исключения тканях растений содержатся грибы-эндофиты. При исследовании растений различных фитоценозов выявлено, что почти у 100% из них содержались эндофитные грибы, относящиеся, как правило, к аско- и дейтеромицетам (Petrini et al., 1979; Carroll, 1988; Clay, 1988). Функциональное значение эндофитов в жизни растительных сообществ определяется: 1) антагонистическим воздействием их токсинов и антибиотических веществ на фитофагов, на паразитные грибы и травоядных млекопитающих; 2) влиянием их биологически активных веществ на процессы морфогенеза растений и их экологическую пластичность; 3) тем, что эндофиты, как показано в последнее время, оказываются первыми организмами, которые после отмирания растений приступают к активному биоразрушению растительной ткани.

В заключение следует подчеркнуть, что грибы разных трофических и таксономических групп сопровождают растения не только в ходе исторического развития растительных сообществ, но и в онтогенезе растения от момента прорастания семян до отмирания, а также в процессе трансформации остатков растений до гумусового вещества почвы. Живые и отмершие ткани и клетки растений пронизаны гифами паразитных, микоризных, эндофитных, некротрофных и сапротрофных грибов, закономерно сменяющих друг друга или сосуществующих в течение онтогенеза растений, а также в ходе биодеструкции последних. Это разнообразие грибов не является случайным хаотичным ансамблем изолированных и независимых друг от друга видов грибов, а скорее представляет собой некую биологически структурированную систему грибов, согласованную пространственно-временными отношениями.

Значение микобионтов недостаточно учитывается в современной эволюционной экологии растений, в результате этого многие теоретические разработки, касающиеся, например, целостности растительных сообществ, направлений их эволюции, во многом обесцениваются. Систематикам и экологам растений полезно видеть в каждом растении симбиогенную ассоциацию, в которой существенную роль играют грибные организмы. Одновременно следует признать острую необходимость дальнейших исследований механизмов взаимодействий растений с грибами в экосистемах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Будыко М. И. Глобальная экология. М., 1977. 328 с.

Вернадский В. И. Проблемы биогеохимии // Тр. Биогеохим. лаб. ГЕОХИ АН СССР. Вып. 16. М., 1980. 320 с.

Вильямс В. Р. Естественно-научные основы луговодства и луговедения. М., 1922. 50 с.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. М., 1978. 198 с.

Заварзин Г. А. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценотические кризы. М., 1987. С. 144—158.

Камшилов М. М. Факторы эволюции биосферы // Вопр. философии. 1979. № 3. С. 128—137.

Колчинский Э. И. Эволюция биосферы. Л., 1990. 236 с.

Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации // Вестн. АН СССР. 1976. № 1. С. 128—143.

Таусон В. О. Об эволюции микроорганизмов в течение геологических эпох // Архив биол. наук. 1936. Т. 43. Вып. 2-3. С. 267—286.

Таусон В. О. Изменения направления и биохимизма некоторых процессов в растительной клетке в ходе эволюции // Сб. работ по физиологии растений. М.—Л., 1941. С. 171—215.

Таусон В. О. Наследство микробов. М.—Л., 1947. 148 с.

Тимофеев Б. В. Микрофитофоссилии раннего докембрия. Л., 1982. 128 с.

Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: элементы современного полифункционализма. Л., 1985. 544 с.

Уголев А. М. Трофологические проблемы биосферы // В. И. Вернадский и современная наука. Л., 1988. С. 19—22.

Шиманский В. Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М., 1987. С. 5—45.

Bååth E., Söderström B. Fungal biomass and fungal immobilization of plant nutrients in Swedish coniferous forest soils // Rev. Ecol. Biol. Sol. 1979. Vol. 16. P. 477—489.

Carroll G. C. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont // Ecology. 1988. Vol. 69. N 1. P. 2—9.

Christensen M. A view of fungal ecology // Mycologia. 1989. Vol. 81. N 1. P. 1—19.

Clay K. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi // Ecology. 1988. Vol. 69. N 1. P. 10—16.

Elmholt S., Kjoller A. Measurement of the length of fungal hyphae by the membrane filter technique as a method for comparing fungal occurrence in cultivated soils // Soil Biol. Biochem. 1987. Vol. 19. P. 679—682.

Frankland J. C. Biomass and nutrient cycling by decomposer basidiomycetes // Decomposer basidiomycetes. London, 1982. P. 241—261.

Harley J. L., Smith S. E. Mycorrhizal symbioses. London—N. Y., 1983. 484 p.

Hawkswort D. L. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation // Mycol. Res. 1991. Vol. 95. N 6. P. 641—655.

Hori H., Osawa S. Origin and evolution of organism as deduced from 5S ribosomal RNA sequences // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. N 5. P. 445—472.

Jones E. B. G. Decomposition by basidiomycetes in aquatic environments // Decomposer Basidiomycetes. London, 1982. P. 191—212.

Jones E. B. G. Do fungi occur in the sea? // The Mycologist. 1988. Vol. 2. N 4. P. 150—157.

Krassilov V. Orestovia and the origin of vascular plants // Lethaia. 1981. Vol. 14. N 3. P. 235—250.

Newman E. I., Reddell P. The distribution of mycorrhizas among the families of vascular plants // New Phytol. 1987. Vol. 106. N 4. P. 745—751.

Petrini O., Müller E., Luginbühl M. Pilze als Endophyten von grünen Pflanzen // Naturwiss. 1979. Bd 66. H. 5. S. 262—263.

Pirozynski K. A. Interaction between fungi and plants through the ages // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 10. P. 1824—1827.

Pirozynski K. A., Malloch D. W. The origin of land plants: a matter of mycotrophism // BioSystems. 1975. Vol. 6. N 3. P. 153—164.

Sherwood-Pike M., Gray J. Silurian fungal remains: probable records of the class *Ascomycetes* // Lethaia. 1985. Vol. 18. N 1. P. 1—20.

Taylor T. N. Fungal associations in the terrestrial palaeoecosystem // Trends Ecology a. Evol. 1990. Vol. 5. P. 21—25.

Trappe J. M. Phylogenetic and ecological aspects of mycotrophy in the Angosperms from an evolutionary standpoint // Ecophysiology of VA Mycorrhizal Plants. USA, Florida, 1987. P. 5—25.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 VII 1993

SUMMARY

This paper deals with some facts and hypotheses confirming the great influence of fungi on the history of higher plants. Special attention is paid to the following main ecological groups of fungi: parasitic, symbiotrophic and saprotrophic. The onset of interactions and coevolution between plants and fungi goes back to early Pre-Cambrian. Ancient symbiosis of fungi and algae is considered as the important prerequisite for the origin of vascular plants. Palaeobotanical data indicate high fungal activity in ecosystems of the past, particularly as destructors of plant material and as stabilizers of plant communities. Proceeding from many facts the concept of trophocoenotic relations in the ecosystems must be introduced. In this regard the significance of the investigations by A. M. Ugolev and V. O. Tausson should be particularly emphasized. Special attention is paid to the role of mycorrhizae in the functioning of different plant communities. Parasitic fungi as well as herbivores are treated as a factor which determines the chemical and taxonomical diversities of flowering plants. Fungi adapt themselves to the changing host genotypes and this creates the increasingly intimate coevolved situations.

УДК 581.162.1 : 581.45 : 537.533.35

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

Е. А. Мирославов

СТРУКТУРНЫЕ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ К ХОЛОДНОМУ КЛИМАТУ

E. A. MIROSLAVOV. STRUCTURAL ADAPTATION OF PLANTS TO COLD CLIMATE

Приведены данные о субмикроскопическом строении клеток мезофилла растений о-ва Врангеля (*Cardamine pratensis, Oxytropis czukotica, Poa pratensis, Ranunculus sulphureus, Astragalus alpinus*); Ленинградской обл. (*Cardamine pratensis, Oxytropis sordida, Astragalus alpinus, Poa pratensis, Ranunculus auricomus*); Заилийского Алатау (3450 м над ур. м.: *Oxytropis lapponica, O. chionobia, Poa alpina, Ranunculus transiliensis*; 3250 м над ур. м.: *Geranium collinum*; 2500 м над ур. м.: *Oxytropis lapponica, Poa alpina, P. pratensis*; 1400 м над ур. м.: *Geranium collinum*). Показано, что клетки растений холодного климата по своему строению существенно отличаются от клеток растений тех же самых или близкородственных видов, произрастающих в умеренном климате. Клетки растений холодного климата менее вакуолизированы, содержат больше хлоропластов, митохондрий, рибосом, пероксисом, чем клетки растений умеренного климата. Повышенная численность органелл является одним из наиболее важных адаптивных признаков, позволяющим растениям Крайнего Севера и высокогорий поддерживать достаточно высокую интенсивность различных функций, в том числе фотосинтеза и дыхания, и расти при пониженных температурах.

Адаптация организмов осуществляется на разных уровнях организации биологических систем — от молекулярного до ценотического. Для растений холодного климата особое значение, как нам представляется, приобретают клеточный и молекулярный уровни.

Действительно, в аридных областях, например, растения нередко формируют мощную корневую систему и даже при минимальном количестве осадков могут обеспечивáть себя влагой. Кроме того, ксерофиты часто имеют толстую кутикулу, предохраняющую их от иссушения. Эфемеры вегетируют ранней весной и как бы уходят от засухи и т. п. У растений холодного климата, за исключением разве видов подушковидных и розеточных форм, не выработалось структур, надежно защищающих их от холода. Следовательно, сами клетки северных и высокогорных видов должны уметь поддерживать свой метаболизм на достаточно высоком уровне. Поэтому при изучении механизмов структурных адаптаций растений к условиям холодного климата особое внимание уделялось строению клетки (Мирославов, Буболо, 1980; Буболо, 1984; Мирославов, Кравкина, 1988). Материал собирали в горах Заилийского Алатау, на о-ве Врангеля и в Ленинградской обл. Исследовали следующие виды: *Oxytropis lapponica* (Wahlenb.) J. Gay, *O.chionobia* Bunge, *Poa alpina* L., *Ranunculus transiliensis* M. Pop. ex Gamajun., произрастающие на высоте 3450 м над ур. м. (около ледника Туюксу), *Geranium collinum* Steph. — 3250, *Oxytropis lapponica, Poa alpina, P. pratensis* L. — 2500 и *Geranium collinum* — на высоте 1400 м над ур. м.; *Cardamine pratensis* L., *Oxytropis czukotica* Jurtz., *Poa pratensis, Ranunculus sulphureus* G. J. Phipps, *Astragalus alpinus* L. — на о-ве Врангеля; *Cardamine pratensis, Oxytropis sordida* (Willd.) Pers., *Astragalus alpinus, Poa pratensis, Ranunculus auricomus* L. — в Ленинградской обл.

По общепринятой методике отбирали листья срединной формации во время цветения растений. Фиксировали кусочки тканей из средней трети листовой пластинки. Для морфометрического анализа делали снимки срединных срезов 20—25 клеток в каждом варианте. С помощью палетки определяли площадь среза клетки. Подсчитывали число хлоропластов и митохондрий на срезе клетки и пересчитывали на 100 мкм^2 площади среза клетки.

Мы здесь не будем давать подробную характеристику ультраструктуры клеток всех исследованных растений, а остановимся лишь на наиболее важных чертах строения клеток. Прежде всего следует подчеркнуть, что клетки растений холодного климата по своему строению весьма существенно отличаются от клеток растений умеренного климата. Выявленные различия для всех исследованных растений были одинаковы. Это дает возможность выделить общие черты строения клеток растений холодного климата, по которым они отличаются от клеток растений умеренного климата.

Прежде всего обращает на себя внимание значительно меньшая вакуолизация клеток северных и высокогорных растений. Пристенный слой цитоплазмы у них значительно толще. Хлоропласты располагаются гораздо компактнее и иногда даже налегают друг на друга. Поэтому численность хлоропластов в клетках растений холодного климата выше, чем в клетках растений умеренного климата. Так, например, у *Poa pratensis*, взятого на о-ве Врангеля, на 100 мкм^2 площади среза клетки насчитывается 4. 9 хлоропласта, тогда как у этого же вида из Ленинградской обл. — 3.1. Значительные различия обнаруживаются и в структуре хлоропластов. Это особенно четко проявляется на примере *Cardamine pratensis*. У *C. pratensis*, собранного в Ленинградской обл., граны крупные, некоторые из них состоят из 20 и более тилакоидов, тогда как у *C. pratensis*, взятого на о-ве Врангеля, таких крупных гран нет, причем более половины гран состоит из 2—3 тилакоидов. Приблизительно такое же строение имеет и тилакоидная система хлоропластов *C. digitata* Richards. — типичного представителя флоры Крайнего Севера. Таким образом, у разных видов, собранных в одинаковых условиях (о-в Врангеля), хлоропласты имеют сходное строение, а у одних и тех же видов, взятых из разных мест обитания (о-в Врангеля и Ленинградская обл.), пластиды весьма существенно различаются по структуре тилакоидной системы.

В структуре митохондрий — органелл, вырабатывающих энергию, у растений холодного и умеренного климата значительных различий не наблюдается. Однако в численности митохондрий разница весьма существенная. Так, например, у *Poa pratensis*, собранного на о-ве Врангеля, на 100 мкм^2 площади среза клетки насчитывается 4.5 митохондрии, а у этого же вида, произрастающего в Ленинградской обл., — 2.1. У *P. alpina*, взятого на высоте 3450 м над ур. м., насчитывается 40 митохондрий, т. е. как с продвижением на север, так и с увеличением высоты над уровнем моря численность митохондрий резко возрастает. Клетки растений холодного климата более насыщены и другими органами (пероксисомы, диктиосомы, рибосомы, эндоплазматический ретикулум). Поскольку на Севере и в высокогорьях ведущим экологическим фактором является пониженная температура, можно предположить, что обнаруженные особенности строения клеток формируются прежде всего под влиянием холода, хотя и другие факторы полностью исключить нельзя.

Чтобы проверить это предположение, нами (Мирославов и др., 1984) был поставлен эксперимент. В контролируемых условиях выращивалась озимая пшеница при двух температурных режимах — 25 и 15 °С (соответственно дневная и ночная температуры), 10 и —1 °С. Оказалось, что клетки растений, выращенных при пониженных температурах, отличаются от клеток растений, росших при более высоких температурах, по тем же самым признакам, что и клетки растений холодного и умеренного климата. В частности, число митохондрий у первых было в 3 раза выше.

Растения арктического и субарктического климата, а также растения верхних поясов гор отличаются от растений умеренного климата и по функциональным показателям, в том числе по интенсивности фотосинтеза и дыхательной способности. Так, по данным Л. А. Филипповой (1959), с увеличением высоты над уровнем моря максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза возрастает.

У альпийских растений выше и дыхательная способность (Семихатова, 1965). Высокой дыхательной способностью характеризуются и растения Крайнего Севера (Иванова, Васьковский, 1976). Под дыхательной способностью понимают интенсивность дыхания, измеренную при одной и той же температуре. Так, например, если измерять интенсивность дыхания при 20 °С и на о-ве Врангеля, и в Ленинградской обл., то у северных растений она окажется значительно выше. При сравнении интенсивности дыхания растений различных климатических зон с учетом температур, характерных для вегетационного периода данной зоны, получается иная картина. Так, интенсивность дыхания близкородственных видов на о-ве Врангеля и в Ленинградской обл., измеренная при средневегетационных температурах этих мест (соответственно 15 и 25 °С), оказалась приблизительно одинаковой (Иванова, Васьковский, 1976). Известно, что с понижением температуры интенсивность дыхания снижается. Возникает вопрос: за счет чего растения о-ва Врангеля при более низких температурах могут поддерживать такую же интенсивность дыхания, как у близкородственных видов, произрастающих в Ленинградской обл.?

Согласно работе П. Хочачка и Дж. Сомеро (1977), одним из основных путей биохимической адаптации организмов к температуре является изменение содержания ферментов в клетке. При снижении температуры содержание ферментов в клетке увеличивается, за счет этого она может поддерживать достаточно высокую интенсивность тех или иных реакций. Ферменты цикла Кребса локализованы в митохондриях, поэтому при увеличении их числа будет увеличиваться и концентрация данных ферментов. Таким образом, поддержание интенсивности дыхания на достаточно высоком уровне у растений холодного климата может осуществляться за счет увеличения числа митохондрий в клетке.

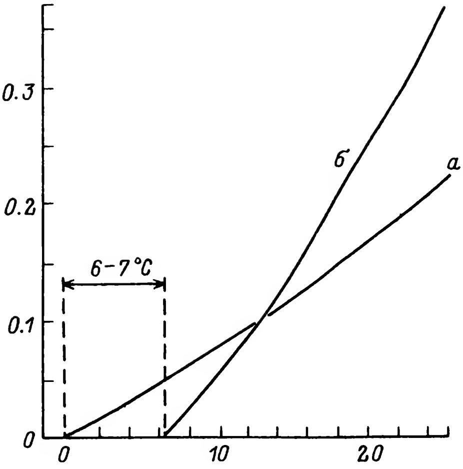
По линии количественной стратегии, вероятно, идет адаптация фотосинтеза, так как число хлоропластов в клетках растений холодного климата больше, чем в клетках растений умеренного климата, и максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза у первых выше.

Характеризуя структурно-функциональные особенности растений холодного климата, следует обратить внимание на то обстоятельство, что с продвижением на север или увеличением высоты над уровнем моря численность митохондрий возрастает больше, чем численность хлоропластов. Вследствие этого у растений холодного климата на один хлоропласт приходится больше митохондрий по сравнению с растениями умеренного климата. Так, например, у *Cardamine pratensis,* собранного в Ленинградской обл., на один хлоропласт приходится

0.82 митохондрии, у этого же вида, произрастающего на о-ве Врангеля, — 1.10, а у типичного представителя флоры Крайнего Севера *C. digitata* — 1.48. Такая же закономерность обнаруживается и у горных растений. В частности, у *Oxytropis lapponica* (высота 2600 м на ур. м.) на один хлоропласт приходится 0.54 митохондрии, у этого же вида на высоте 3450 м над ур. м. — 0.81, а у *O. chionobia* — 0.96, т. е. почти в 2 раза больше, чем у *O. lapponica*, взятого в лесном поясе на высоте 2600 м над ур. м. Эти данные свидетельствуют о том, что величина отношения интенсивности дыхания к фотосинтезу у растений холодного климата должна быть больше, чем у растений, произрастающих в условиях умеренных температур.

По мнению некоторых исследователей, высокая интенсивность дыхания растений холодного климата связана с высокой интенсивностью их роста (Lechowicz et al., 1980; Семихатова, 1990). Однако в известной нам литературе нет экспериментальных данных, свидетельствующих о более высокой скорости роста северных и высокогорных растений. Напротив, как показали детальные исследования Ch. Körner и F. Woodward (1987), у *Poa*, произрастающего на высоте 3000 м над ур. м., скорость роста листа значительно ниже, чем у *Poa*, взятого на высоте 600 м над ур. м. При этом сравнительно низкая скорость роста листа у *Poa* (высота 3000 м над ур. м.) наблюдается и в полуденное время, когда температура воздуха в высокогорьях и долине бывает примерно одинаковой. Согласно работе О. В. Кудрявцевой (1993), прирост сырой массы листа за один и тот же период времени у *Vaccinium uliginosum* L., собранного в горной тундре Хибин, значительно ниже, чем у этого же вида, взятого в лесном поясе. Как указывают Ch. Körner и S. Menendez-Riedl (1989), продолжительность роста листа у ряда растений, обитающих на разных высотах, может быть примерно одинаковой, тогда как размеры листовой пластинки различаются на порядок. F. Woodward с соавт. (1986) изучали скорость роста листа у горных и близкородственных долинных растений, произрастающих на одной и той же высоте в одинаковых условиях. У горных видов скорость роста листа была ниже.

Таким образом, растения холодного климата имеют пониженную скорость роста. В то же время, как уже было сказано выше, интенсивность дыхания у растений различных климатических зон, вероятно, более или менее одинакова. Следовательно, у растений холодного климата дыхательные затраты за один и тот же период времени должны быть выше. Естественно возникает вопрос: почему в условиях Крайнего Севера и высокогорий растения расходуют больше энергии? Этот вопрос уже поднимался в литературе (Körner, Larcher, 1988; Семихатова, 1990), однако до настоящего времени он не решен. Не сможем дать на него исчерпывающего ответа и мы. Вместе с тем некоторые предположения в этом плане хотелось бы высказать. Как показали электронно-микроскопические исследования, клетки растений холодного климата более насыщены органеллами, следовательно, они должны содержать больше белка, чем клетки растений холодного климата. Повышенное содержание белка у высокогорных растений обнаружено и путем химического анализа их биомассы (Körner, 1989). Кроме того, клетки растений холодного климата имеют значительно более развитую мембранную систему. Основу мембраны составляют липиды. Таким образом, и липидов в клетках растений холодного климата должно быть больше. Это согласуется с данными L. Bliss (1962), который обнаружил повышенное содержание липидов у альпийских и тундровых растений. Как известно, белки, и особенно липиды, — вещества высокоэнергоемкие, т. е. на их биосинтез требуется больше энергии, чем на биосинтез углеводов. Поскольку в биомассе растений холодного климата содержится больше белка и липидов, на создание единицы их веса потребуется больше энергетических затрат.



Температурная зависимость средней скорости роста листа различных видов *Poa*, произрастающих на высотах 3000 (*а*) и 600 (*б*) м над ур. м.

По оси абсцисс — температура, °С; по оси ординат — скорость роста листа, мм/ч (по: Körner, Larcher, 1988).

Существуют, вероятно, и другие «статьи расхода» энергии у альпийских и северных растений, не свойственные растениям умеренного климата. Одна из них, на наш взгляд, состоит в следующем. Как уже говорилось выше, в клетках растений холодного климата для поддержания интенсивности той или иной функции на достаточно высоком уровне формируется больше органелл. Так, например, в клетках ряда растений о-ва Врангеля число митохондрий в 2—2.5 раза больше, чем в клетках близкородственных растений Ленинградской обл. Для поддержания жизнедеятельности каждой митохондрии требуется определенное количество энергии. Поскольку в клетках северных растений митохондрий больше, энергетические затраты на обеспечение жизнедеятельности самих митохондрий у них будут выше. Это, вероятно, относится и ко всем другим органеллам клетки. Высказанное предположение согласуется с данными физиологов. Согласно работе О. А. Семихатовой с соавт. (1979), дыхание на поддержание у растений Крайнего Севера выше, чем у растений умеренного климата.

По всей вероятности, низкая продуктивность северных и альпийских растений в значительной мере обусловлена тем, что дыхательные затраты и на рост, и на поддержание у них выше, чем у растений умеренного климата.

Следует остановиться еще на одном аспекте затронутой проблемы. В настоящее время в связи с предполагаемым потеплением климата делаются попытки дать прогноз влияния повышения температуры на северные растения. Как нам представляется, данные по ультраструктуре клеток растений холодного климата могут быть использованы при решении этой сложной проблемы. Переходя к обсуждению этих данных, прежде всего следует остановиться на температурной зависимости скорости роста листа у растений различных климатических зон (см. рисунок).

Здесь прежде всего обращает на себя внимание то обстоятельство, что с повышением температуры скорость роста листа у видов *Poa*, обитающих на высоте 3000 м над. ур. м., возрастает гораздо медленнее, чем у видов *Poa*, произрастающих на высоте 600 м над ур. м., а интенсивность дыхания при повышенной температуре у первых должна быть выше, чем у вторых. Существенные различия обнаруживаются и в пороговых температурах роста. У видов *Poa*, находящихся на высоте 3000 м над ур. м., лист начинает расти уже при 0 °С, тогда как для роста листа видов *Poa*, обитающих на высоте 600 м над ур. м., необходима значительно более высокая температура (см. рисунок). Это, вероятно, в какой-то мере обусловлено тем, что клетки растений холодного климата имеют повышенное число органелл, этим компенсируется торможение биохимических реакций низкими температурами. Однако с повышением температуры высокая численность митохондрий начинает приобретать отрицательное значение, поскольку дыхание резко поднимается и тратится большое количество ассимилятов, а скорость роста возрастает мало.

В связи с обсуждаемой проблемой большой интерес представляет работа С. К. Назарова в соавт. (1991), выполненная на Югорском п-ове (подзона северных гипоарктических тундр). При этом в одном из полевых сезонов температура воздуха и почвы достигала необычайно высоких для этих районов значений. Как показано авторами, в периоды максимального подъема среднесуточных температур наблюдался минимальный прирост биомассы. При переносе горных растений с большей высоты на меньшую у них значительно быстрее расходуются углеводы (Mooney, Billings, 1965). Согласно работе R. Crawford и M. Palin (1981), с повышением температуры северные растения также гораздо быстрее теряют углеводы, чем растения, обитающие южнее. На основании полученных данных и анализа литературы Crawford и Palin (1981 : 353) пришли к заключению: «Evolution has, therefore, not been able to solve the adaptational dilemma that the feature which helps growth in northern climates, namely high respiration rates, is a disadvantage when temperatures rise».

Следует также подчеркнуть, что помимо уже упомянутых клетка обладает и целым рядом других приспособительных механизмов к условиям пониженных температур. Так, в процессе адаптации организмов к температуре происходит изменение конформационной подвижности белковых молекул. У растений холодного климата эта подвижность белковых молекул выше, чем у растений умеренного климата (Александров, 1985). Растения разных широт различаются и по липидному составу мембран, набору изозимов. Все эти механизмы «настроены» на определенные температурные условия, вероятно, близкие к температурным условиям обитания вида.

Таким образом, повышение температуры скорее всего отрицательно скажется на растениях холодного климата. Вместе с тем многое будет определяться тем, за какое время и на сколько изменится температура. Очевидно, этот процесс будет длительным, и, возможно, какие-то виды смогут почти безболезненно адаптироваться к новым условиям. Видимо, это коснется прежде всего видов с широкой нормой реакции, которые, как правило, имеют и широкие ареалы. Видам, ареалы которых ограничены высокими широтами, приспособиться к новым условиям, вероятно, будет сложнее.

В соответствии с вышеизложенным можно сделать следующее заключение. Адаптация растений к холодному климату в значительной степени осуществляется на клеточном уровне и может происходить путем амплификации органелл. Повышенная численность органелл, и особенно митохондрий, является одним из наиболее важных адаптивных признаков северных и высокогорных растений, позволяющим им поддерживать достаточно высокую интенсивность различных функций, в том числе фотосинтеза и дыхания, и расти при пониженных температурах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Я. Реактивность клеток и белки. Л., 1985. 316 с.

Буболо Л. С. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1482—1491.

Иванова Т. И., Васьковский М. Д. Дыхание растений о. Врангеля // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 324—331.

Кудрявцева О. В. Рост и развитие листьев растений рода *Vaccinium* в Хибинских горах // Биологическая продуктивность и почвообразование в лесных и тундровых ценозах. Апатиты, 1993. С. 21—30.

Мирославов Е. А., Буболо Л. С. Ультраструктура клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 11. С. 1523—1530.

Мирославов Е. А., Кислюк И. М., Шухтина Г. Г. Ультраструктура клеток, дыхание и фотосинтез листьев пшеницы, выращенной в контролируемых условиях при разной температуре // Цитология. 1984. Т. 26. № 6. С. 672—674.

Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа горных растений, произрастающих на разных высотах // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 17—23.

Назаров С. К., Сивков М. Д., Некучаева Е. В. Фотосинтез и баланс углерода у гидрофильных арктических растений // Науч. докл. УрО АН СССР. 1991. Вып. 261. С. 1—22.

Семихатова О. А. О дыхании высокогорных растений // Проблемы ботаники. 1965. Т. 7. С. 142—158.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К. Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений // Физиол. раст. 1979. Т. 26. № 5. С. 1093—1102.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. (Тимирязевские чтения. 48). Л., 1990. 72 с.

Филиппова Л. А. Дневные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у растений Восточного Памира // Тр. БИН АН СССР. Сер. 4. 1959. Вып. 13. С. 64—90.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 398 с.

Bliss L. C. Caloric and lipid content in alpine tundra plants // Ecology. 1962. Vol. 43. N 4. P. 753—757.

Crawford R. M., Palin M. A. Root respiration and temperature limits to the North-South distribution of four perennial maritime plants // Flora. 1981. Vol. 171. N 4. P. 338—354.

Körner Ch., Woodward F. I. The dynamics of leaf extension in plants with diverse altitudinal ranges. II. Field studies in *Poa* species between 600 and 3200 m altitude // Oecologia. 1987. Vol. 72. N 2. P. 279—283.

Körner Ch., Larcher W. Plant life in cold climates. Plants and temperature // SEB Symp. Ser. 42. Cambridge, 1988. P. 25—57.

Körner Ch. The nutritional status of plants from high altitudes // Oecologia. 1989. Vol. 81. N 3. P. 379—391.

Körner Ch., Menendez-Riedl S. P. The significance of developmental aspects in plant growth analysis. Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Netherlands, Hague, 1989. P. 141—157.

Lechowicz M. J., Hellens L. E., Simon L. P. Latitudinal trends in the response of growth respiration and maintenance respiration to temperature in the beach pea, *Lathyrus japonicus* // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 14. P. 1521—1524.

Mooney H. A., Billings W. D. Effects of altitude on carbohydrate content of mountain plants // Ecology. 1965. Vol. 46. N 5. P. 750—751.

Woodward F. I., Korner Ch., Crabtree R. C. The dynamics of extension in plants with diverse altitudinal ranges. I. Field observations on temperature responses at one altitude // Oecologia. 1986. Vol. 70. N 2. P. 222—226.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 IX 1993

SUMMARY

The data on mesophyll cell ultrastructure of Far North (the Vrangel's Island, the Kola Peninsula) and high-mountain plants (the Zailijsky Alatau) as well as published information on photosynthesis, respiration and growth rate of northern and alpine plants obtained in earlier studies were analysed. It was concluded that adaptation of respiration and photosynthesis occurs under such conditions due to the increase of mitochondrion and chloroplast numbers in the cell. It has also been deduced that the plants in cold climate spend more energy for the formation of their biomass than they do in temperate climate. This accounts for the low productivity of northern and alpine plants.

УДК 581.8 : 581.48 : 582.635.5
© 1994

Т. И. Кравцова, Д. В. Гельтман

АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА ПЕРИКАРПИЯ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *URTICA* (*URTICACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA, D. V. GELTMAN. PERICARP AND SEED COAT ANATOMY AND ULTRASCULPTURE IN REPRESENTATIVES OF *URTICA* (*URTICACEAE*)

Изучено 20 видов рода *Urtica* из всех подродов, секций и подсекций (по: Chrtek, 1975b; Гельтман, 1982; Chen, 1983). Обнаружено значительное варьирование структуры перикарпия в пределах рода, причем различия хорошо согласуются с существующей системой рода: 3 подродам соответствуют 3 резко выраженных типа строения перикарпия, его поверхности и ультраскульптуры, а большей части секций и некоторым подсекциям типового подрода — варианты строения перикарпия. Полученные результаты также показывают, что вид *U. ferox* заслуживает обособления в отдельный надвидовой таксон, вероятно, подродового уровня. Данными по анатомии перикарпия подтверждается мнение J. Chrtek (1979b) о древности подрода *Dendrourtica*.

В отличие от перикарпия семенная кожура по признакам анатомии и ультраскульптуры не дает четких отличительных черт подродов и большинства секций. Виды различаются по толщине и степени разрыхленности внутреннего слоя тесты, по величине клеток экзотесты и наличию в них флобафенов. У всех представителей рода на поверхности семенной кожуры найдены перфорации, их величина и форма значительно варьируют, в связи с этим обнаруживаются видовые и некоторые секционные различия.

В роде *Urtica* L. насчитывается около 70 видов, распространенных в умеренных областях Северного и Южного полушарий, а также в горных системах тропиков. Обзоры рода в полном объеме до сего времени остаются только в монографиях H. Weddell (1856—1857, 1869), посвященных сем. *Urticaceae*. В этих работах род был разделен на группы (в основном по признакам строения соцветий), которым, однако, не был придан формальный таксономический ранг.

Разработка современной системы рода далека от завершения. Начало ей положил J. Chrtek (1979b), разделивший род на 3 подрода: в подрод *Sarcourtica* Chrtek был выделен вид *U. pilulifera* L., резко отличающийся от других видов строением околоцветника пестичных цветков и женских соцветий, а в подрод *Dendrourtica* Chrtek — своеобразные кустарниковые виды *U. morifolia* Poir. и *U. rupestris* Guss., характеризующиеся бугорчатой поверхностью плодов. Позже один из авторов данной статьи, исследуя *Urtica* с территории бывшего СССР, выделил в пределах типового подрода 3 секции (Гельтман, 1982). К секции *Urentes* Geltm. был отнесен однолетний вид *U. urens* L., к секции *Laetevirentes* Geltm. — своеобразный дальневосточный вид *U. laetevirens* Maxim. Типовая секция в свою очередь была разделена на 3 подсекции главным образом на основе признаков формы и величины плода, а также особенностей жизненной формы.

Несколько иначе подошел к разделению рода C. Chen (1983) в обзоре китайских представителей рода. Исходя из особенностей строения прилистников и соцветий, он отнес большинство видов к типовой секции, в пределах которой выделил 2 ряда — *Urentes* C. J. Chen (тип — *U. urens*) и *Dioica* C. J. Chen (по современным номенклатурным правилам его надо называть *Urtica*). К секции *Ardentia* C. J. Chen были отнесены *U. ardens* Link (более известный под незаконным названием *U. parviflora* Roxb.) и близкие к нему виды, а также *U. thunbergiana* Sieb. et Zucc., ранее отнесенный к секции *Laetevirentes* (Гельтман, 1982).

Следует отметить, что при изучении макроморфологии видов рода обнаружено не слишком много признаков, которые могли бы быть использованы для его разделения на внутривидовые таксоны. Поэтому мы обратились к исследованию анатомического строения плода, семени и микроморфологии поверхности перикарпия и семенной кожуры.

Плоды у представителей рода *Urtica* мелкие, орешковидные (часто их называют также семянками), образованы 2 плодолистиками, каждый с дорзальным проводящим пучком, по форме в основном яйцевидные, уплощенные, вдоль проводящих пучков с узкими ребрами, заключены в сохраняющийся и разрастающийся околоцветник. Морфология собственно плодов и антокарпиев у крапив достаточно хорошо изучена: в таксономических обработках рода (Chrtek, 1979a, b; Гельтман, 1982, 1983, и др.), в работе Н. Н. Кадена и С. А. Смирновой (1969) по карпологии 7 сорных видов; морфологические признаки плода были неоднократно использованы в систематике рода и для видовой диагностики.

У некоторых видов крапив, включая *U. dioica* L., *U. urens*, *U. cannabina* L. и др., были описаны общий план строения плода и семени, анатомия перикарпия и семенной кожуры (Kraus, 1866—1967, цит. по: Harz, 1885; Harz, 1885; Lubbock, 1892; Modilewsky, 1908; Ramstad, 1946—1947, 1954; Артюшенко, Коновалов, 1951). *Urtica* является единственным родом в трибе *Urticeae*, перикарпий и семенная кожура которого изучались ранее. Наиболее полно анатомическое строение перикарпия исследовал у 5 видов рода E. Ramstad (1946—1947, 1954). Особое внимание этот автор обратил на структуру и формирование транспортной системы в перикарпии, на специализированные эпидермальные клетки, обеспечивающие транспорт пластических веществ из мезокарпия в слизевый экзокарпий. Он сделал также вывод о том, что виды крапив хорошо различаются по деталям строения перикарпия и могут быть идентифицированы по этим признакам.

Сведения о структуре семенной кожуры крапив оставались до последнего времени весьма неполными. Недавно одним из авторов настоящей статьи этот пробел был частично восполнен: изучено формирование покровов плода и семени у *Urtica dioica* и *U. cannabina* (Кравцова, 1993). Широкого сравнительно-анатомического изучения перикарпия и семенной кожуры в роде *Urtica* ранее не проводилось.

С целью получения дополнительных признаков, которые могли бы способствовать совершенствованию систематики рода, нами были исследованы анатомическое строение, поверхность и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей всех подродов (по: Chrtek, 1979b), а также секций и подсекций типового подрода.

Материал и методика

Все признаки перикарпия и семенной кожуры изучены у следующих 12 видов. Подрод *Urtica*: *U. dioica* L., *U. platyphylla* Wedd. (sect. *Urtica*, subsect. *Urtica*), *U. cannabina* L. (subsect. *Cannabineae* Geltm.), *U. laetevirens* Maxim. (sect. *Laetevirentes* Geltm.), *U. urens* L. (sect. *Urentes* Geltm.), *U. mairei* Levl. (sect. *Ardentia* C. J. Chen), *U. chamaedryoides* Pursh, *U. membranaceae* Poir., *U. ferox* Forst. (секционная принадлежность 3 последних видов по литературным данным не известна); подрод Sarcourtica Chrtek: *U. pilulifera* L.; подрод Dendrourtica Chrtek: *U. morifolia* Poir., *U. rupestris* Guss.

Материал по всем видам был получен из гербариев Ботанического института РАН и Миссурийского ботанического сада (США).

Список изученных образцов (LE). *U. cannabina*: Иркутская губ., Верхотинский уезд, с. Тутура, 25 VIII 1910, № 265а, П. Александров; Дальний Восток, окр. г. Благовещенска, VII—VIII 1903, № 4, Ф. Каро; Уссурийский р-н, долина р. Тахэяты, окр. с. Гродекова, 18 VIII 1930, № 469, Н. Мамонтова. *U. chamaedryoides*: Mexico, Veracruz, Barranca de San Miguel, km. 17, Orizaba-Cordoba, 14 IV 1968, N 1169, M. Rosas; Eastern Texas, Rockbancks, 18 III 1872, N 589, E. Hall. *U. dioica*: УССР, Черкасская обл., окр. г. Канева, Каневский заповедник, 18 VIII 1980, № 126/1, Д. Гельтман; Ленинградская обл., ст. Девяткино, 12 IX 1990, Т. Кравцова. *U. ferox*: Nova Zelandia, prope Christchurch, Banks peninsula, Prices Valley, 6 III 1968, N 12300, Leg. L. B.; Nouvelle Zelande, Voyage de M. Berard, plantes recueillies par M. Vedel, 1847. *U. laetevirens*: Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник, у д. Каменушка, 18 VII 1981, № 315/1, Д. Гельтман; Приморье, Судзухинский заповедник, 6 VIII 1969, И. Грудзинская. *U. mairei*: China, prov. Yunnan, 1904—1910, E. Maire; China, W. Yunnan, V—VI 1906, G. Forrest, N 4670. *U. membranacea*: Hispania, Catalonia, «Pont de Molins», V 1907, F. Sennen; Plantae Siculae, prope Alova, 19 IV 1856, E. et A. Huet du Pavillon. *U. morifolia*: G. Moandon, Pl. Moaderenses, 1865—1866, Pico dos Arrieros, Boibera, de S. Jorge, VI—VII 1866, N 226. *U. pilulifera*: Крым, на скалах Лимен, 22 VI 1912, № 146, С. Ганешин; Закавказье, Елизаветинская губ., 10 VII 1898, Б. Левандовский; Flora Moraviae, IX, 1935. *U. platyphylla*: Сахалин, окр. г. Южно-Сахалинска, Сусунайский хр., долина р. Еланьки, 28 VII 1981, Д. Гельтман; Ю. Сахалин, окр. д. Конума, 4 IX 1948, М. Попов. *U. rupestris*: Planta Siculae, Cava del'Amico, prope Avola vecchia, 16 IV 1866, E. et A. Huet du Pavillon. *U. urens*: Кольский п-ов, Кандалакшский берег, у д. Кузрека, 13 IX 1981, № 481/1, Д. Гельтман; Семиреченская обл., Джунгарский Алатау, Лепсинский уезд, 16 VII 1905, В. Липский.

Анатомическое строение перикарпия и частично семенной кожуры было изучено также у видов: *U. ballotifolia* Wedd. (s. l.): Peru, 21 IV 1984, A. Sagastegui, N 11413 (MO); *U. kioviensis* Rogow: Белорусская ССР, Гомельская обл., Припятский заповедник, окр. д. Хлупин, 2 IX 1980, Д. Гельтман, № 186 (LE); Воронежская обл., Хоперский заповедник, у с. Варварино, 4 IX 1981, Н. Цвелев, № 191 (LE); *U. magellanica* Poir: Chile, Ines Mexia, Terriborio Magallanes, Last Hope Inlet, 9 V 1936, Borothy, N 7992 (MO); *U. silvatica* Mand.-Mazz.: China occid., Regio Tangut, prov. Kansu, h. 7500 m, 26 VII 1880, N. Przewalsky, N 729 (LE); *U. simensis* Hochst.: Abyssinia, Sama, ad pagum Dibill, 1 VII 1840, Schimper (LE); *U. subincisa* Benth.: Mexico, 15 V 1909, Bro Nicolas, N 135 (MO); *U. thunbergiana* Sieb. et Zucc.: Ikaho in Kotsuke, 6 IX 1950, coll. Jisaburo Ohwi (LE); *U. triangularis* Mand.-Mazz.: Юго-Западный Китай, долина р. Фу-Бян, между Фу-Бян и д. Ши-дян-цзы, 5 VIII 1893, Г. Потанин (LE).

Плоды изучали по возможности в 2—3 или более повторностях, перед приготовлением срезов их размачивали в течение 48 ч в смеси глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1); анатомические срезы изготовляли из средней части плода по методике микротомных парафиновых срезов, а также на замораживающем микротоме, окрашивали генцианвиолетом с подкраской оранжем Ж, флороглюцином с соляной кислотой, суданом III, алциановым синим. Поверхность перикарпия, его кристаллоносного слоя и семенной кожуры исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35C, друзы и кристаллы изучали посредством СЭМ на срезах плодов. Поверхность перикарпия анализировали, кроме того, с помощью светового микроскопа. Для этого экзокарпий вместе с субэпидермальным слоем тонкими иглами отделяли от внутренней части перикарпия, помещали в воду, окрашивали генцианвиолетом или алциановым синим и заключали в глицерин. Наличие слизи определяли по способу O. Ryding (1992), замачивая плоды в дистиллированной воде на 12 ч.

Поверхность плода изучали с помощью бинокулярной лупы при увеличениях ×12—24, ультраскульптуру перикарпия исследовали на СЭМ при увеличениях ×200—350.

Результаты исследования

Перикарпий

Перикарпий у изученных видов рода *Urtica* 35—160 мкм толщ., ровный или с волнистыми очертаниями, 4-слойный (рис. 1, *1—11*). Как и предыдущие авторы, мы нашли, что он дифференцирован на: 1) склерифицированный эндокарпий, наиболее мощный (до 50 мкм толщ.) в подроде *Dendrourtica*; 2) примыкающий кристаллоносный слой (внутренний слой мезокарпия), содержащий друзы и очень редко (лишь в области проводящих пучков) —

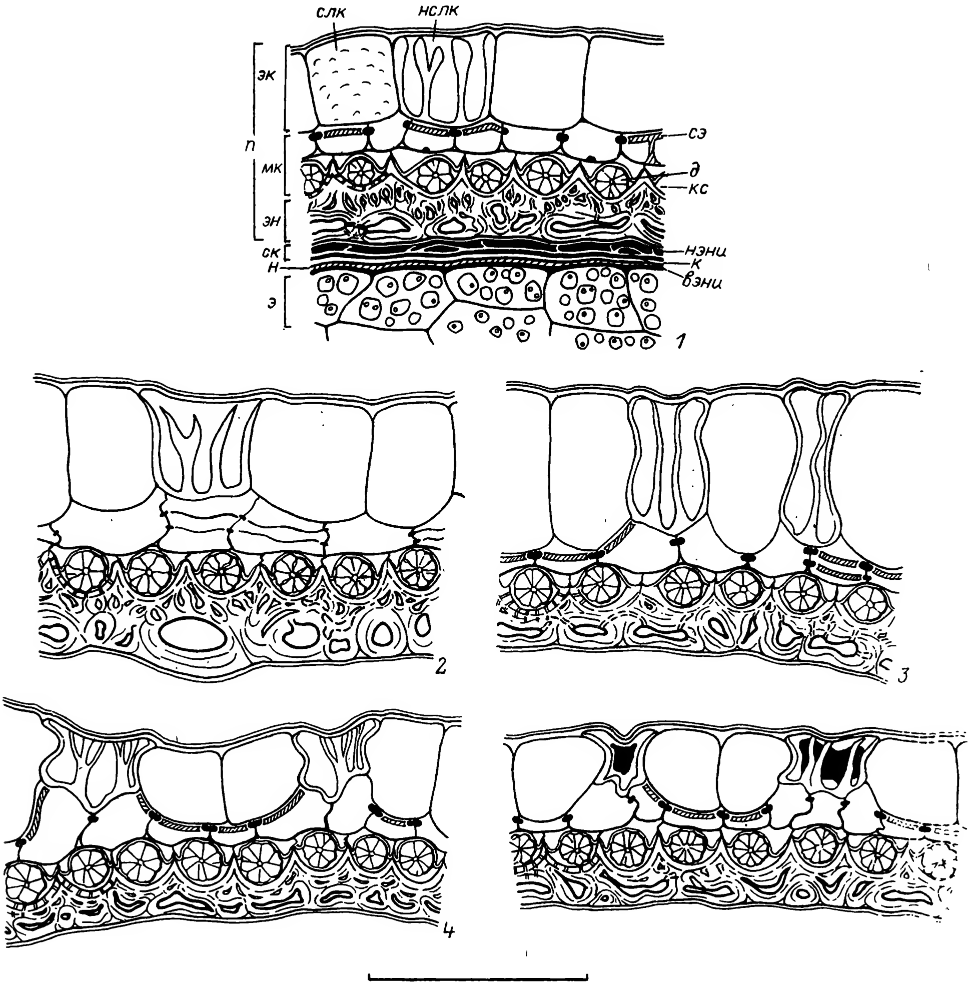


Рис. 1. Строение перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (показаны фрагменты поперечных срезов плода).

1 — *Urtica dioica*, *2* — *U. platyphylla*, *3* — *U. laetevirens*, *4* — *U. membranacea*, *5* — *U. chamaedryoides*, *6* — *U. cannabina*, *7* — *U. urens*, *8* — *U. mairei*, *9* — *U. ferox*, *10a*, *10b* — *U. pilulifera* (*10a* — на боковой стороне плода, *10b* — в области ребра), *11a*, *11b* — *U. morifolia* (*a*, *b* — разные увеличения); *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *вэни* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *д* — друзы, *к* — кутикула, *кр* — кристаллы, *кс* — кристаллоносный слой, *мк* — мезокарпий, *н* — остаток нуцеллуса, *нслк* — не содержащие слизь эпидермальные клетки, *нэни* — наружная эпидерма наружного интегумента, *п* — перикарпий, *ск* — семенная кожура, *слк* — слизевые клетки, *сэ* — субэпидерма (наружный слой мезокарпия), *э* — эндосперм, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий; флобафены в полости клеток окрашены черным, точками в семенной кожуре показана окраска хлорофиллом. Масштабная линейка — 50 мкм.

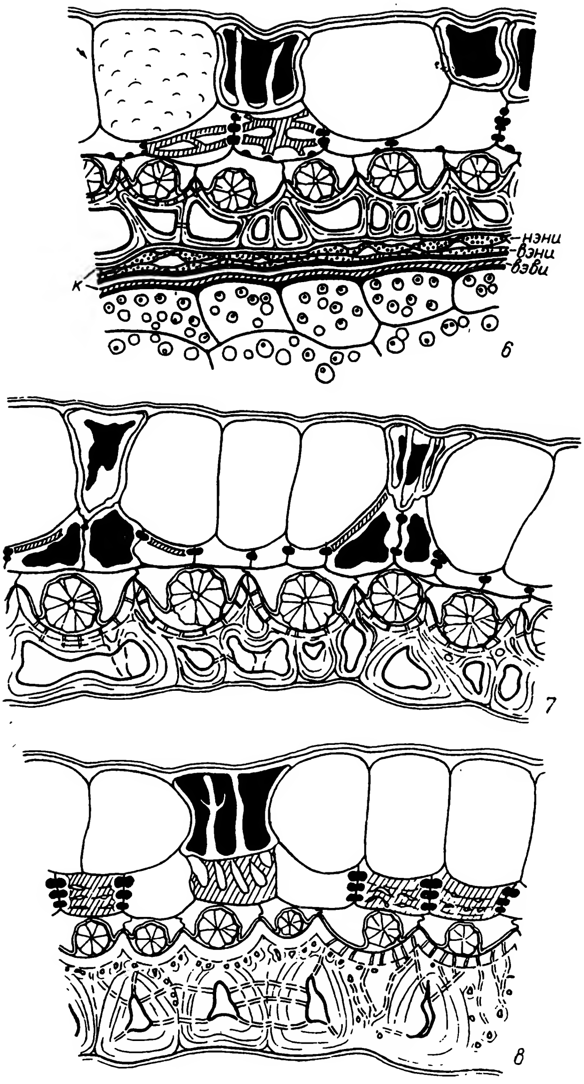


Рис. 1 (*продолжение*).

кристаллы оксалата кальция; 3) механический субэпидермальный слой (наружный слой мезокарпия), как правило, отделенный от кристаллоносного слоя крупными межклетниками; 4) слизесодержащую наружную эпидерму (экзокарпий). Благодаря крупным межклетникам 2 верхних тонких слоя легко отделяются (шелушиваются) от внутренней твердой части перикарпия. Поэтому, может быть, правильнее экзокарпием называть 2-слойную верхнюю часть околоплодника, дифференцированную на слизесодержащую наружную эпидерму и механический субэпидермальный слой, как мы сделали в предыдущей публикации (Кравцова, 1993).

В отличие от N. Miller (1971) мы обнаружили слизевые клетки в наружной эпидерме у всех изученных нами видов крапив, в том числе у многолетних, таких как *U. dioica*. Однако количество слизи в плодах рассмотренных видов было различным. У некоторых видов (*U. cannabina*, *U. magellanica*, *U. pilulifera*, *U. thunbergiana*) в воде происходит очень сильное набухание

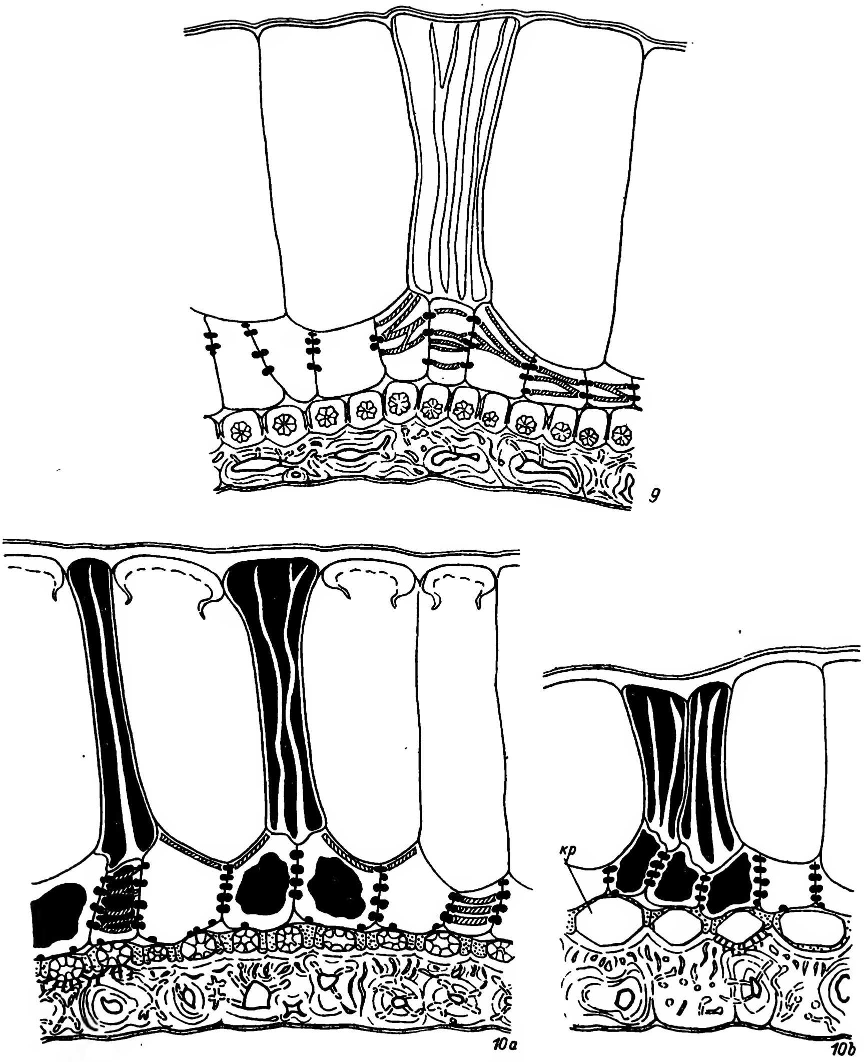


Рис. 1 (*продолжение*).

слизи в эпидерме перикарпия, слизевые клетки при этом достигают 0.2—0.6 мм дл.; у видов *U. dioica*, *U. laetevirens*, *U. leptophylla*, *U. platyphylla* эта реакция слабая, слизевые клетки всего 0.04—0.06 мм дл.; другие виды занимают промежуточное положение, а у *U. mairei* и *U. simensis* реакция едва заметна. Нами выяснено также, что по содержанию слизи могут значительно различаться плоды одного растения, в отдельных плодах слизь, по-видимому, полностью отсутствует.

Клетки 2 типов в слизесодержащем эпидермальном слое перикарпия — слизевые и не содержащие слизи (cellules intercalaires, по: Ramstad, 1946—1947) — изучены на срезах перикарпия (рис. 1, *1—11*) и с его поверхности (рис. 2, *1—11*). Слизевые клетки на срезе округло-квадратные или прямоугольные, вытянутые радиально, 13—96 мкм выс., в очертаниях полигональные, более или менее изодиаметрические или немного вытянутые вдоль или поперек плода, от 12—20 (*U. chamaedryoides*) до 25—50 мкм дл. (*U. pilulifera*).

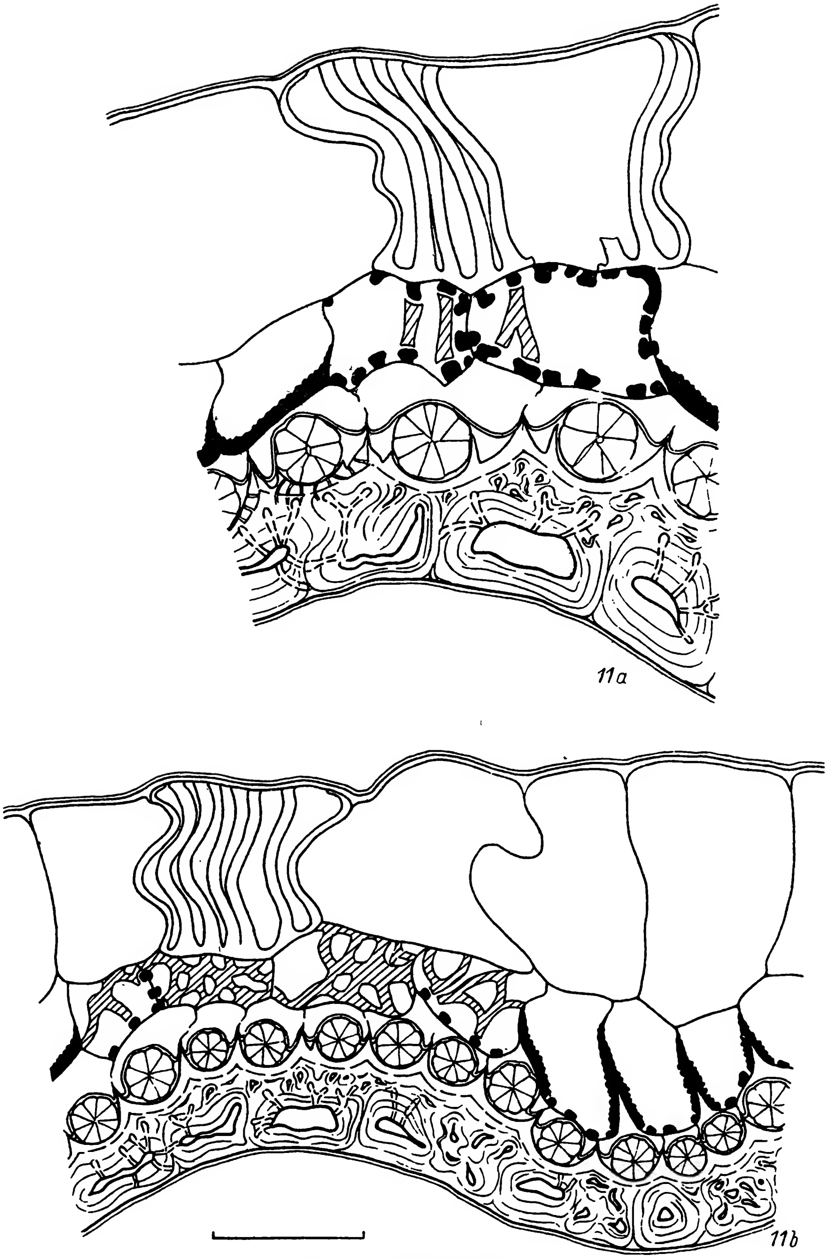


Рис. 1 (*продолжение*).

У *U. morifolia* они найдены только на боковых поверхностях плода в ложбинках между бугорками (рис. 2, *11*).

Клетки, не содержащие слизи, участвующие, по утверждению Ramstad, в транспорте пластических веществ, распределены в экзокарпии равномерно, одиночно или группами по 2—6 клеток (у видов *U. cannabina*, рис. 2, *6*; *U. pilulifera*, рис. 2, *10*; *U. triangularis*, *U. urens*, рис. 2, *7*), причем почти каждая слизевая клетка граничит с одной из не содержащих слизи. Эти клетки меньше, чем слизевые, от 13 до 90 мкм выс. и от 12 до 80 мкм дл., форма

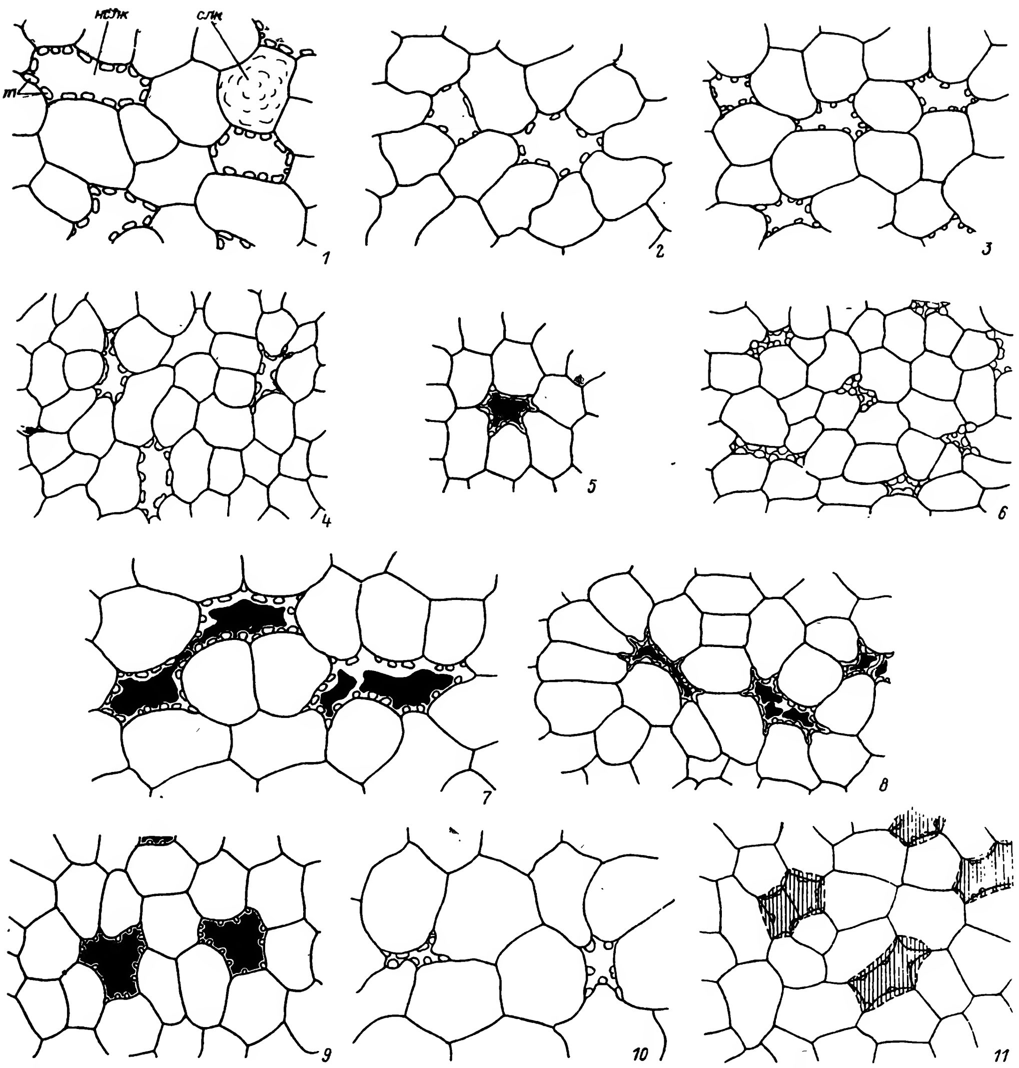


Рис. 2. Слизесодержащая эпидерма перикарпия у представителей рода *Urtica*, видимая сверху.
1 — *U. dioica*, *2* — *U. platyphylla*, *3* — *U. laetevirens*, *4* — *U. membranacea*, *5* — *U. chamaedryoides*, *6* — *U. cannabina*, *7* — *U. urens*, *8* — *U. mairei*, *9* — *U. ferox*, *10* — *U. pilulifera*, *11* — *U. morifolia*; *т* — тяжи утолщений на радиальных стенках эпидермальных клеток, не содержащих слизи; остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка — 50 мкм.

на срезе разнообразная: квадратная, трапециевидная с прямыми или вогнутыми боковыми стенками, квадратная с воронковидным расширением по верхнему краю, высоко- или низкобокаловидная, неправильно бокаловидная, воронковидная, широко- или узкотрубчатая; очертания неслизевых клеток (рис. 2) либо в основном полигональные, либо амебовидные (иногда преимущественно с щелевидной полостью), редко округлые (*U. morifolia*, рис. 2, *11*). На радиальных клеточных стенках имеются различающиеся у видов по толщине, форме и ветвлению целлюлозные или целлюлозно-пектиновые тяжи утолщений, в плане они хорошо заметны, располагаются в основном по отдельности, у некоторых видов (*U. chamaedryoides*, *U. membranacea*, *U. urens*) частично объединяются и видны часто неотчетливо. У половины изученных видов

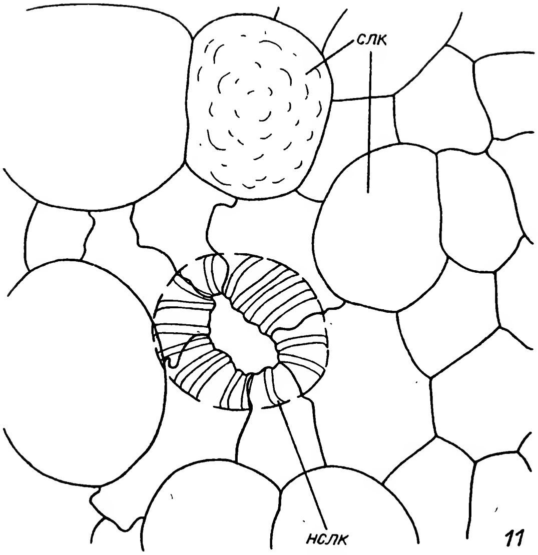


Рис. 2 (*продолжение*).

(однако не у всех образцов) в полости клеток этого типа имеется коричневое содержимое (флобафены); окраска алциановым синим показала, что наличие пигмента сопровождается, как правило, отсутствием пектиновых веществ в тяжах утолщений.

Клетки субэпидермального слоя имеют в основном кольцевое утолщение радиальных стенок (характерное для большинства видов), реже утолщение иного типа: сжато-лестничное, переходящее в сетчатое или пористое и лестничное, в последнем случае клетки радиально удлиненные; субэпидермальные клетки, находящиеся под эпидермальными неслизевыми, обычно более высокие и с более утолщенными радиальными стенками, отличаются у некоторых видов большим числом кольцевых тяжей (*U. laetevirens*, рис. 1, *3*) или сетчатым утолщением этих стенок (*U. cannabina*, рис. 1, *6*; *U. mairei*, рис. 1, *8*); у ряда видов (*U. cannabina*, *U. dioica*, *U. pilulifera*) имеются утолщения в виде тяжей на внутренних тангенциальных стенках субэпидермальных клеток; редко механическая функция субэпидермы не выражена, утолщения клеточных стенок почти отсутствуют (*U. platyphylla*, рис. 1, *2*). У *U. morifolia* (а также, по-видимому, у *U. rupestris*, 2-го вида подрода *Dendrourtica*[1]) субэпидермальный слой образован клетками 2 типов: в области бугорков перикарпия клетки напоминают гидроцитные (рис. 1, *11a*, *11b*), с крупносетчатым утолщением клеточной оболочки (внутренних и боковых стенок), в ложбинках они иные — с редкими тяжами утолщений на внутренних тангенциальных стенках и «бахромчатыми», очевидно, содержащими пектиновые вещества утолщениями радиальных стенок.

У видов *U. urens*, *U. pilulifera*, *U. thunbergiana* клетки субэпидермы, расположенные под неслизевыми клетками, содержащими флобафены, также заполнены пигментом (рис. 1, *7*, *10*).

Эндокарпий образован склереидами неправильных очертаний, с сильно извилистыми (лопастными) радиальными стенками; их оболочки утолщены и лигнифицированы, в верхней части полость клеток часто делится складками клеточной оболочки на мелкие ответвления, которые по мере утолщения оболочки в процессе созревания плода превращаются в сеть ячей. На срезе эндокарпий ровный или волнистый (подрод *Dendrourtica*), различается у видов по степени волнистости его внутренней границы, высоте склереид (от 5—10 у *U. membranacea* до 25—50 мкм у *U. morifolia*), степени утолщения оболочек, количеству пор, величине и форме полости, выраженности сети ячей в верхней части склереид, содержанию пигмента в оболочке.

---

[1] Анатомическое строение перикарпия по многим признакам очень сходно у обоих видов подрода *Dendrourtica*, однако в нашем распоряжении были лишь не совсем зрелые плоды *U. rupestris* с несформировавшимся экзокарпием.

По строению кристаллоносного слоя изученные виды делятся на 3 основные группы: 1) у большинства видов этот слой довольно однороден — клетки изодиаметрические или слегка вытянутые вдоль или поперек плода, 10—26 мкм дл., с утолщенной, лигнифицированной и вогнутой в эндокарпий внутренней тангенциальной стенкой, пронизанной очень тонкими, едва различимыми поровыми каналами; наружная стенка этих клеток не утолщена, пленчатая, обтягивает округлые друзы 5—18 мкм в диам.; 2) у *U. ferox* (рис. 1, *9*) кристаллоносные клетки не вдаются в эндокарпий, утолщена почти вся оболочка этих клеток, включая наружную стенку, друзы мелкие, 5—6 мкм в диам.; 3) у *U. pilulifera* (рис. 1, *10a*, *10b*) кристаллоносные клетки слабо вдаются в эндокарпий, содержат друзы необычной формы — удлиненные 8-угольные, 5—11 мкм дл. (рис. 1, *10a*), в области ребер плода их заменяют крупные (11—13 мкм) кристаллы такой же формы (рис. 1, *10b*); другая особенность этого вида — наличие в полости кристаллоносных клеток, кроме друз, неоднородного содержимого (по-видимому, кристаллического песка).

Отмеченные особенности строения кристаллоносного слоя (КС) хорошо заметны при изучении его поверхности с помощью СЭМ (табл. I). В подродах *Urtica* (табл. I, *1—9*) и *Dendrourtica* (табл. I, *10*) ультраскульптура этого слоя сотоподобная, друзы округлые; подроды различаются по характеру поверхности КС (ровная — в типовом подроде, бугорчатая — в подроде *Dendrourtica*) и величине друз (5—14 мкм в диам. в первом подроде, 8—18 — во втором). В пределах типового подрода наблюдается варьирование по степени погруженности друз в полость клетки и толщине радиальных стенок этих клеток.

У *U. ferox* друзы с поверхности КС не видны, ультраскульптура мелкобугорчатая, бугорки (= клетки) 6—8 мкм дл. У *U. pilulifera* сотоподобная ультраскульптура значительно различается на разных участках плода: на боковых сторонах кристаллоносные клетки и 8-угольные друзы мелкие (табл. I, *13*), ближе к ребрам плода клетки и кристаллы крупные (табл. I, *14—16*); при большом увеличении микроскопа на боковых и тангенциальных стенках кристаллов обнаруживаются бугорки (табл. I, *16*), представляющие собой, очевидно, «неразвившиеся» дополнительные кристаллы; весь кристалл можно, по-видимому, рассматривать как «редуцированную» друзу.

При изучении анатомии перикарпия выявлено, что структура и толщина всех его слоев варьируют. По особенностям строения перикарпия в роде *Urtica* можно выделить 4 типа и несколько вариантов его структуры.

I. Urtica (рис. 1, *1—8*; 2, *1—8*): перикарпий ровный, 35—72 мкм толщ.; неслизевые клетки эпидермы в плане от полигональных до узких амебовидных, с пигментом или без него; клетки субэпидермы низкие, с пигментом или без него, в основном с кольцевым, реже со сжато-лестничным и сетчатым утолщением радиальных стенок; кристаллоносные клетки сильно вдаются в эндокарпий, с неутолщенной наружной стенкой, друзы округлые; склереиды эндокарпия с сетью ячей в верхней части или без нее, в основном с плохо заметными поровыми каналами.

II. Urtica ferox (рис. 1, *9*; 2, *9*): перикарпий ровный, значительной толщины (115—145 мкм) благодаря сильному радиальному удлинению клеток эпидермы и субэпидермы; не содержащие слизи эпидермальные клетки амебовидные с щелевидной полостью; клетки субэпидермы высокие, с лестничным утолщением радиальных стенок; кристаллоносные клетки не вдаются в эндокарпий, почти вся их оболочка утолщена; оболочки склереид с заметными поровыми каналами.

III. Sarcourtica (рис. 1, *10*; 2, *10*): перикарпий ровный, значительной толщины (95—130 мкм) благодаря сильному радиальному удлинению клеток эпидермы и субэпидермы; не содержащие слизи эпидермальные клетки полигональные, с пигментом; клетки субэпидермы высокие, с лестничным утолщением радиальных стенок, находящиеся под неслизевыми эпидермальными клетками, содержат пигмент; кристаллоносные клетки слабо вдаются в эндокарпий, имеют тонкую наружную стенку, содержат удлиненные 8-угольные друзы или кристаллы, склереиды с сетью ячей в верхней части и заметными поровыми каналами.

Отличительными признаками перикарпия у этого вида являются также значительно утолщенные (около 5 мкм) наружные тангенциальные стенки эпидермальных клеток и желтовато-коричневая окраска эндокарпия из-за наличия флобафенов; пигмент содержится и в полости склереид.

IV. Dendrourtica (рис. 1, *11*; 2, *11*): перикарпий волнистый, значительной толщины (95—160 мкм) благодаря крупноклетности всех слоев; слизевые эпидермальные клетки находятся лишь на боковых сторонах плода; неслизевые клетки эпидермы в плане округлые; субэпидерма образована клетками 2 типов, различающихся по характеру утолщения оболочек, одни находятся в бугорках, другие — между ними и в ребрах плода; кристаллоносный слой такой же, как в I типе; склереиды с многочисленными, хорошо заметными ветвящимися поровыми каналами.

Все изученные виды типового подрода имеют I тип строения перикарпия (тип Urtica). Однако выявленные различия по характеру утолщения клеточных оболочек в эндокарпии и субэпидерме, а также по наличию в экзокарпии пигмента и особенностям формы и расположения содержащих пигмент клеток позволяют выделить 4 варианта данного типа.

1) Клетки эндокарпия сравнительно мелкие, невысокие или уплощенные, с сильно утолщенной оболочкой и часто щелевидной полостью, сеть ячей в верхней части клеток хорошо или слабо развита; клетки субэпидермы в основном с кольцевым утолщением по верхнему краю боковых стенок или утолщения почти отсутствуют; пигмент в экзокарпии часто отсутствует (*U. dioica, U. platyphylla, U. laetevirens, U. membranacea, U. chamaedryoides*, рис. 1, *1—5*; 2, *1—5*), сюда следует отнести также большинство дополнительно изученных видов.

2) Клетки эндокарпия со сравнительно слабо утолщенной оболочкой и крупной полостью, сеть ячей в верхней части клеток не выражена; кристаллоносные клетки крупные, субэпидерма со сжато-лестничным и сетчатым утолщениями радиальных клеточных стенок; пигмент имеется в наружной эпидерме или также в субэпидерме, содержащие его эпидермальные клетки в плане амебовидные, расположены по 1—3 или вытянуты вдоль плода группами по 2—6 клеток (*U. cannabina*, рис. 1, *6*; 2, *6*; *U. triangularis*).

3) Строение эндокарпия и кристаллоносного слоя сходно с приведенным в предыдущем типе, однако друзы крупнее; субэпидермальные клетки с кольцевым утолщением по верхнему краю радиальных стенок; пигмент содержится как в эпидерме, так и в субэпидерме; эпидермальные содержащие пигмент клетки в плане амебовидные, с щелевидной полостью, расположены по 1—2 (*U. urens*, рис. 1, *7*; 2, *7*).

4) Клетки эндокарпия крупные, радиально вытянутые, с мощным утолщением оболочки и хорошо заметными поровыми каналами, в верхней части клеток имеется сеть очень мелких ячей; кристаллоносные клетки с более утолщенной, чем в других вариантах, внутренней тангенциальной стенкой; субэпидерма со сжато-лестничным, пористым и сетчатым утолщением радиальных клеточных стенок; пигмент имеется в наружной эпидерме или также в

субэпидерме, эпидермальные пигментные клетки в плане амебовидные, расположены в основном по 1 (*U. mairei*, рис. 1, *8*; 2, *8*).

Строение перикарпия в ребрах плода несколько иное и также различается у разных видов: у одних эндокарпий под проводящим пучком образует довольно мощный тяж склеренхимы (волокон) в 4—7 клеток толщ., который вдается в полость между перикарпием и семенной кожурой (*U. cannabina*, *U. morifolia*, *U. urens*), у других этот тяж менее выражен, в 3—4 клетки толщ. (*U. laetevirens*, *U. rupestris*), а у большинства изученных видов он почти не развит, в 1—2 клетки толщ.; над проводящим пучком в наружной эпидерме обычно располагается несколько неслизевых клеток, и при набухании слизи у некоторых видов в этом месте образуется выемка (*U. ferox*, *U. laetevirens*).

Изучение с помощью СЭМ позволило также обнаружить довольно большое разнообразие поверхности и ультраскульптуры перикарпия у видов рода *Urtica* (табл. II). Однако, как и в предыдущих исследованиях (Каден, Смирнова, 1969; Гельтман, 1983; Кравцова, 1993), мы наблюдали их значительное варьирование в пределах вида и даже одного растения; этим подтверждается вывод о том, что данные признаки не всегда могут быть использованы для систематики крапив.

У большинства изученных видов (типовой подрод) поверхность перикарпия варьирует от точечно-ямчатой до мелкобугорчатой, ямки и бугорки соответствуют не содержащим слизи эпидермальным клеткам; если они заполнены пигментом, то обычно выглядят как бугорки. Ультраскульптура перикарпия меняется от сглаженно-ячеистой до более или менее гладкой (шероховатой) и сетчато-слабовыпуклой. Несмотря на такую широкую внутривидовую изменчивость, нам удалось выяснить, что у одних видов наиболее обычна неясная или отчетливая точечно-ямчатая поверхность (*U. dioica*, табл. II, *1*; *U. platyphylla*, табл. II, *2*; *U. laetevirens*, табл. II, *3*); у других видов точечно-ямчатая и мелкобугорчатая поверхности встречаются, по-видимому, одинаково часто (*U. membranacea*, табл. II, *4*; *U. cannabina*, табл. II, *5*; *U. urens*, табл. II, *6*; *U. mairei*, табл. II, *7*); для третьих, очевидно, более характерна мелкобугорчатая поверхность (*U. chamaedryoides*, табл. II, *8*).

Отмеченное выше значительное варьирование признаков поверхности и ультраскульптуры перикарпия связано с тем, что эпидермальный слой является слизесодержащим, характер его поверхности определяется количеством и соотношением находящихся в нем слизи и пигмента.

S. Murbeck (1919) на примере *U. dioica* показал, что наличие слизи в плодах крапив связано как с географическим положением места произрастания, так и с условиями местообитания; он не нашел слизи в плодах *U. dioica* из затененных мест в Северо-Западной Африке и в Европе.

Выявленное разнообразие поверхности и ультраскульптуры перикарпия соответствует особенностям его анатомического строения, поэтому изученные виды разделяются на те же 4 типа.

I) Тип *Urtica* (табл. II, *1 — 8*): поверхность перикарпия точечно-ямчатая, шероховатая или мелкобугорчатая; не содержащие слизи эпидермальные клетки видны как мелкие ямки неправильных очертаний или бугорки 12—50 мкм дл.; ультраскульптура от сглаженно-ячеистой до сетчато-слабовыпуклой, клетки 12—40 мкм дл.

Этот тип характерен для видов подрода *Urtica*. Видовые различия связаны с тем, что ямки и бугорки могут быть либо округлыми и более или менее изодиаметрическими (*U. dioica, U. platyphylla, U. laetevirens, U. membranacea, U. chamaedryoides, U. mairei,* табл. II, *1— 4, 7, 8*), либо в основном продолговатыми, вытянутыми вдоль плода (*U. cannabina, U. urens,* табл. II, *5, 6*); имеются также различия по величине и высоте бугорков. Кроме того, *U. membranacea* (табл. II, *4*) выделяется наличием на некоторых участках плода сетчатой ультраскульптуры, а *U. chamaedryoides* и в меньшей степени *U. cannabina* — приподнятым кольцевидным краем ячей (табл. II, *7*).

II) Тип ***Urtica ferox*** (табл. II, *9*): поверхность плода мелкобугорчатая или с дополнительной крупносетчатой скульптурой; в последнем случае не содержащие слизи эпидермальные клетки не видны, они с очень маленьким просветом и находятся на ребрах, образующих крупную сеть; ультраскульптура сетчато-слабовыпуклая, клетки 20—30 мкм дл.

III) Тип ***Sarcourtica*** (табл. II, *10*): поверхность плода в центре боковых сторон гладкая, к периферии сглаженно-мелкобугорчатая; не содержащие слизи эпидермальные клетки морфологически не выделяются; ультраскульптура сетчатая, едва различимая, клетки 16—30 мкм дл.

IV) Тип ***Dendrourtica*** (табл. II, *11, 12*): поверхность плода крупнобугорчатая; не содержащие слизи эпидермальные клетки кратеровидные, крупные (около 90 мкм в диам.), выступают на вершинах бугорков; ультраскульптура на участках, где имеется слизь, сглаженно-ячеистая, а на участках, где слизь отсутствует (ближе к ребрам плода), — ячеистая, клетки 25—50 мкм дл.

Семенная кожура

Семенная кожура пленчатая, 2—7 мкм толщ., состоит из дериватов 3 слоев: 1) наружной эпидермы наружного интегумента, 2) тестальной аэренхимы, 3) внутренней эпидермы внутреннего интегумента; все 3 сильно уплощены и плохо различимы (рис. 1, *1, 6*); самый внутренний слой семенной кожуры очень узкий, гомогенный, очевидно, не сохраняет клеточную структуру. В клетках 2 верхних слоев имеются зеленые пластиды, по-видимому, хлоропласты; у одних видов семенная кожура зеленая (*U. cannabina, U. laetevirens*), у других она коричневая из-за наличия в экзотесте пигмента (флобафенов); у *U. pilulifera* семенная кожура может быть либо зеленой, либо коричневой.

Изученные виды различаются по толщине семенной кожуры (от 2—5 до 5—7 мкм), что определяется разными толщиной и степенью рыхлости внутреннего слоя тесты (рис. 1, *вэни*); этот слой обычно окрашен пигментом в зеленый цвет, у видов *U. dioica* (рис. 1, *1*), *U. urens, U. morifolia* и др. он более рыхлый и уплощенный, у видов *U. cannabina* (рис. 1, *6*), *U. laetevirens, U. mairei, U. pilulifera* — менее рыхлый. Эти видовые различия коррелируют с величиной перфораций на поверхности семенной кожуры (табл. III). У *U. ferox* этот слой, вероятно, в значительной степени редуцирован.

Поверхность семенной кожуры, видимая с помощью СЭМ и показанная на табл. III, [2] представляет собой в основном бесструктурную пленку, местами ячеистую (особенно часто у *U. pilulifera*), с отверстиями между эпидермальными клетками. Перфорации обнаружены на поверхности семенной кожуры представителей всех семейств порядка *Urticales* (Takaso, Tobe, 1990). Они образуются в процессе развития семени благодаря расхождению клеточных оболочек смежных эпидермальных клеток; их формирование прослежено у видов родов *Celtis* с поверхности семени с помощью СЭМ (Takaso, Tobe, 1990) и *Urtica* на поперечных срезах семени посредством светового микроскопа (Кравцова, 1993). У изученных видов крапив перфорации разнообразны по величине и форме, редко отсутствуют (табл. III, *1—15*); клетки экзотесты 20—100 мкм дл. и 8—20 мкм шир., различной величины, но сходной формы, вытянуты вдоль семени, от почти прямоугольных до изогнутых, их границы либо не заметны на поверхности семени, либо видны более или менее отчетливо. Можно выделить следующие варианты ультраскульптуры семенной кожуры: 1) перфорации крупные, линейные и ланцетные, до 64—80 (120) мкм дл. и до 20—40 мкм шир., сквозь них хорошо видны рыхло расположенные клетки внутреннего слоя тесты; клетки экзотесты до 80—88 мкм дл. — *U. dioica* (табл. III, *1*), *U. platyphylla* (табл. III, *2*); 2) перфорации средней величины, до 40—48 мкм дл. и 8—16 мкм шир., разнообразны по величине и форме — от округлых до щелевидных, часто неправильной формы; клетки экзотесты до 56 мкм дл. — *U. cannabina* (табл. III, *3*); *U. chamaedryoides* (табл. III, *4*); 3) перфорации в основном округлые, средней величины (до 16 мкм в диам.), образуют длинные ряды почти непрерывных отверстий; клетки экзотесты до 70 мкм дл. — *U. urens* (табл. III, *5, 6*), некоторые образцы *U. chamaedryoides*; 4) перфорации в основном округлые, мелкие (до 6 мкм в диам.), как и в предыдущем варианте, расположены часто непрерывной цепочкой; клетки экзотесты до 65 мкм дл. — *U. laetevirens* (табл. III, *7*); 5) перфорации щелевидные, едва заметные или отсутствуют; клетки экзотесты до 48 мкм дл. — *U. ferox* (табл. III, *8*), *U. membranacea* (табл. III, *9*), *U. mairei* (табл. III, *10*), *U. thunbergiana*; 6) ультраскульптура от ячеистой с бугорками или единичными едва заметными отверстиями на стенках ячей до более или менее ровной с щелевидными перфорациями; клетки экзотесты до 100 мкм дл. — *U. pilulifera* (табл. III, *11—13*); 7) крупные линейные и ланцетные перфорации, до 70 мкм дл. и до 40 мкм шир., приурочены к бугоркам поверхности семени, в ложбинках они в основном щелевидные — *U. morifolia* (табл. III, *14, 15*).

---

[2] Семенная кожура крапив, за исключением *U. laetevirens* и *U. morifolia*, практически не отделяется от перикарпия, поэтому для наблюдения оказались доступными лишь небольшие ее участки, что, конечно, снижает достоверность полученных результатов.

Обсуждение

Как удалось установить, в роде *Urtica* в отличие от изученных ранее родов трибы *Parietarieae* (Кравцова, 1992) наблюдается значительное варьирование структуры перикарпия. Сопоставление результатов с таксономическими данными показывает, что признаки анатомического строения перикарпия и его поверхности могут быть использованы в систематике рода *Urtica*, особенно на уровне подродов. В результате полученных данных подтверждается целесообразность выделения 3 подродов: им соответствуют 3 резко выраженных типа строения перикарпия, его поверхности и ультраструктуры. Вид *U. ferox*, имеющий особый тип строения перикарпия, скорее всего также заслуживает обособления в отдельный подрод, тем более что он достаточно резко выделяется и по другим признакам.

Типовой подрод довольно однообразен по строению перикарпия (один тип). Согласно описанным нами вариантам этого типа (где учтены особенности строения всех его слоев и содержащих пигмент клеток), очевидно, целесообразно выделение секций *Urtica, Ardentia* C. J. Chen, *Urentes* Geltm. и подсекции *Cannabineae* Geltm. типовой секции. При этом *U. chamaedryoides*, по-видимому, не является близким к *U. urens*, как это отмечалось ранее (Гельтман, 1982). Не исключено, однако, что варианты строения перикарпия в данном случае не всегда однозначно связаны с той или иной секцией или подсекцией. Для решения этого вопроса важно исследовать южноамериканские и новозеландские виды этого подрода, что мы планируем осуществить в будущем.

Нужно отметить, что очертания и форма на срезе не содержащих слизи эпидермальных клеток, форма тяжей утолщения на их радиальных стенках в совокупности с другими особенностями строения перикарпия, его поверхности и ультраскульптуры позволяют диагностировать в подроде *Urtica* все изученные виды.

Пленчатая семенная кожура у видов рода *Urtica* имеет однотипное анатомическое строение, виды различаются в основном по толщине и степени разрыхленности внутреннего слоя тесты, по величине клеток экзотесты и наличию в них флобафенов. Ультраскульптура семенной кожуры тем не менее разнообразна, однако в отличие от перикарпия не обнаруживает в большинстве

Подроды	Околоцветник при плоде			Поверхность плода	Перикарпий			
						кристаллоносные клетки		
	число листочков	срастание наружных и внутренних листочков	форма внутренних листочков		наружный слой мезокарпия (субэпидерма)	наружная стенка	вдающиеся в в эндокарпий	друзы
Urtica	4	+	От яйцевидных и овальных до округлых	От точечно-ямчатой до мелкобугорчатой	Клетки низкие, с кольцевым, сжато-лестничным и сетчатым утолщением радиальных стенок	Не утолщена	+	Округлые
Sarcourtica	2	—	Широко-обратнояйцевидные, сильно разросшиеся	Гладкая, по периферии плода сглаженно-мелкобугорчатая	Клетки высокие, с лестничным утолщением радиальных стенок	»	+ (или —)	Удлиненные 8-угольные или кристаллы
Dendrourtica	4	—	Округло-широкотреугольные	Бугорчатая	Клетки высокие, 2 типов — с сетчатым и с бахромчатым утолщениями радиальных стенок	»	+	Округлые
Urtica ferox	4	+	Широко-обратнояйцевидные со жгучими волосками необычной формы	Мелкобугорчатая или крупносетчатая	Клетки высокие, с лестничным утолщением радиальных стенок	Утолщена	—	»

Примечание. «+» — наличие, «—» — отсутствие признака, «+ (или —)» — признак слабо выражен.

случаев четких отличительных признаков внутриродовых таксонов. Специфичным признаком подрода *Dendrourtica*, вероятно, является приуроченность крупных перфораций к буторкам поверхности. В секции *Urentes* таким признаком являются округлые, средней величины, расположенные цепочкой отверстия, в секции *Laetevirentes* — перфорации сходной формы, но очень мелкие. Некоторые особенности морфологии семенной кожуры можно, видимо, считать лишь более характерными для того или иного подрода либо секции: например, у видов подрода *Sarcourtica* нередко встречается ячеистая ультраскульптура, секция *Ardentia* (исследована семенная кожура видов *U. mairei* и *U. thunbergiana*) выделяется отсутствием у некоторых образцов перфораций на поверхности семенной кожуры. Данные по строению семенной кожуры (а также перикарпия) свидетельствуют о том, что *U. thunbergiana*, по-видимому, следует относить к этой секции, а не к секции *Laetevirentes*. Наблюдаемые в секции *Urtica* видовые различия по морфологии семенной кожуры также связаны с особенностями перфораций.

и семенной кожуры в подродах рода *Urtica*

Перикарпий			Семенная кожура		
ультраскульптура					
тип	различаются 2 типа эпидермальных клеток	форма эпидермальных клеток, не содержащих слизи	эндотеста	длина клеток экзотесты, мкм	перфорации
От сглаженно-ячеистой до сетчато-слабовыпуклой	+	От полигональных до узких амебовидных	От рыхлой до плотной	48—88	От щелевидных до крупных линейных и ланцетовидных, редко отсутствуют
Сетчатая	—	Полигональные	Плотная	До 100	Либо единичные точечные, либо щелевидные
Сглаженно-ячеистая и ячеистая	+	Округлые	Рыхлая	До 100	Крупные ланцетовидные, приурочены к бугоркам поверхности
Сетчато-слабовыпуклая	+ (или —)	Узкие амебовидные	В значительной степени редуцирована?	До 48	Щелевидные

Нами обнаружено, что величина перфораций указывает, как правило, на степень развития межклетников во внутреннем слое тесты: более крупным перфорациям соответствует более рыхлая тестальная аэренхима. Исследования развития семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (Кравцова, 1993) показали, что эти различия связаны с разной скоростью дифференциации тестальной аэренхимы и семенной кожуры в целом.

В результате проведенного исследования мы выявили комплексы карпологических признаков, характеризующих подроды рода *Urtica* (см. таблицу) и некоторые более мелкие внутриродовые таксоны.

Обнаруженные у видов рода *Urtica* значительные различия в строении перикарпия свидетельствуют о древности этого рода. Обособление линий развития, которые привели к появлению подродов, началось, очевидно, очень рано, и теперь эти таксономические группы четко обособлены. Сходство по анатомии перикарпия и его бугорчатой поверхности видов подрода *Dendrourtica* и близких родов *Nanocnide, Fleurya* свидетельствует также о древности данного подрода, что согласуется с мнением Chrtek (1979b). Однако полученные результаты противоречат выводам этого автора о том, что с филогенетической точки зрения подрод *Dendrourtica* является, вероятно, первоначальной группой для всего рода. Анатомические данные показывают, что этот подрод мог бы быть исходной группой только для подрода *Urtica*.

Изменение перикарпия в типовом подроде, по-видимому, осуществлялось в направлении уменьшения толщины всех слоев и прежде всего эндокарпия, а также толщины внутренних тангенциальных стенок кристаллоносных клеток, кроме того, происходила, очевидно, редукция утолщений радиальных стенок клеток субэпидермы от пористых и сжато-лестничных до кольцевых. Наименее продвинутые черты строения перикарпия мы обнаружили у китайского вида *U. mairei*, выделяемого вместе с близкими видами в секцию *Ardentia*.

Наиболее существенные признаки семенной кожуры — степень развития межклетников в эндотесте и величина перфораций — связаны с особенностями развития семени, а именно со скоростью дифференциации тестальной аэренхимы и семенной кожуры в целом. Можно предположить поэтому, что изменение семенной кожуры в процессе эволюции рода носило обратимый характер.

Авторы благодарят Е. Н. Немирович-Данченко за ценные советы, сделанные ею при чтении рукописи статьи, и инженеров Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву за помощь в работе на СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Коновалов И. Н. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. Морфология и анатомия растений. М.—Л., 1951. Вып. 2. С. 170—192.

Гельтман Д. В. Новые секции и подсекции рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1413—1416.

Гельтман Д. В. Род крапива (*Urtica* L.) в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 22 с.

Каден Н. Н., Смирнова С. А. Морфология плодов сорных крапивных СССР. Сообщ. 2 // Вестн. МГУ. Биол. почвовед. 1969. № 3. С. 57—64.

Кравцова Т. И. Строение плода в трибе *Parietarieae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 12—29.

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени *Urtica dioica* и *U. cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Chen C. J. A revision of the genus *Urtica* in China // Bull. Bot. Research. (China). 1983. Vol. 3. N 2. P. 104—126.

Chrtek J. Klič k určeni zastupcu rodu. *Urtica* L. b ČSR // Zpr. Čs. Bot. Společ. 1979a. T. 14. N 1. S. 1—7.

Chrtek J. Bemerkungen zur Gliederung der Gattung *Urtica* L. // Folia Geobot. Phytotax. Praha, 1979b. Vol. 14. N 3. P. 265—266.

Harz G. O. Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885. Bd 98. S. 555—1362.

Lubbock J. B. A contribution to our knowledge of seedlings. Vol. II. London, 1892. 646 p.

Miller N. G. The genera of the *Urticaceae* in the Southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1971. Vol. 52. N 1. P. 40—68.

Modilewsky J. Zur Samenbildung einiger *Urticifloren* // Flora. 1908. Bd 98. S. 423—470.

Murbeck S. Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen I. Vorkommen und Bedeutung von Schleimabsonderung aus Samenhüllen // Acta Univ. Lund. N. S. 1919. Avd. 2. T. 15. P. 1—36.

Ramstad E. Les cellules intercalaires du pericarpe de l'ortie comme systeme transporteur // Arch. Inst. Bot. Liège. 1946—1947. Vol. 18. P. 638—644.

Ramstad E. Study of a special system of transportation in the epicarp of *Urticaceae* // J. Amer. Pharm. Assoc. 1954. Vol. 43. P. 457—460.

Ryding O. Pericarp structure and phylogeny within *Lamiaceae* subfamily *Nepetoideae* tribe *Ocimeae* // Nord. J. Bot. 1992. Vol. 12. N 3. P. 279—298.

Takaso T., Tobe H. Seed coat morphology and evolution in *Celtidaceae* and *Ulmaceae* (*Urticales*) // Bot. Mag. Tokyo. 1990. Vol. 103. N 1069. P. 25—41.

Weddell H. A. Monographie de la famille des *Urticees*. Paris, 1856—1857. 591 p.

Weddell H. A. Ordo *Urticaceae* // A. de Candolle. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1869. Pars. XVI. P. 32—235.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 V 1993

SUMMARY

In genus *Urtica* 20 species from all subgenera and sections (according to: Chrtek, 1979; Geltman, 1982; Chen, 1983) were investigated. Considerable variety in the pericarp structure has been found; four structural types are distinguished. These differences fit well to the genus division: 3 types of pericarp structure, surface and ultrasculpture correspond to three subgenera (*Urtica*, *Sarcourtica*, *Dendrourtica*), and structural variants of pericarp — to some sections and subsections of subgenus *Urtica*. The data obtained indicate the separate position of *Urtica ferox*, probably, as separate subgenus. The opinion of J. Chrtek (1979) about subgenus *Dendrourtica* as an ancient one is corroborated by our findings on the pericarp structure.

Seed coat anatomy and ultrasculpture don't show distinctive subgeneric and sectional features. Species under study differ in endotesta thickness and the degree of its friability, in size of the cells of the exotesta and in the presence or absence of brown pigment in their cavity. The surface morphology of seed coat is characterized by perforations of different size and form in species.

УДК 581.15 : 582.973
© 1994

М. Н. Плеханова, Н. С. Ростова

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, АНАТОМИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *LONICERA* ИЗ ПОДСЕКЦИИ *CAERULEAE* (*CAPRIFOLIACEAE*) МЕТОДОМ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ

N. N. PLEKHANOVA, N. S. ROSTOVA. THE ANALYSIS OF VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL, ANATOMICAL AND BIOCHEMICAL CHARACTERS OF *LONICERA* IN SUBSECTION *CAERULEAE* (*CAPRIFOLIACEAE*) WITH THE HELP OF THE METHOD OF PRINCIPAL COMPONENTS

Изменчивость видов *Lonicera* L. из подсекции *Caeruleae* Rehd. секции *Isika* (Adans) Rehd. (*L. kamtschatica* (Sevast.) Pojark., *L. emphyllocalyx* Maxim., *L. pallasii* Ledeb., *L. edulis* Turcz. ex Freyn, *L. turczaninowii* Pojark., *L. altaica* Pall. ex DC., *L. stenantha* Pojark., *L. iliensis* Pojark., *L. caerulea* L., *L. regeliana* Boczkar., *L. villosa* (Michx.) Muhl.) была исследована методом многомерного факторного анализа. Установлено, что элементы сходства морфологических, анатомических и биохимических признаков названных видов преобладают над элементами различий. Характер изменчивости признаков позволяет полагать, что подсекция *Caeruleae* представлена тетраплоидным циркумголарктическим полиморфным видом *L. caerulea* и диплоидными эндемичными видами *L. iliensis*, *L. edulis*, *L. regeliana*. Характер трансгрессий, выявленных при анализе, свидетельствует о неоднородности подсекции *Caeruleae*, что вызывает необходимость разработки внутривидовой классификации *L. caerulea*. Предложено объединить в один таксон тетраплоидную расу *L. edulis* и вид *L. turczaninowii*.

Объем подсекции голубых жимолостей *Caeruleae* Rehd. из секции *Isika* Rehd. рода *Lonicera* L. на протяжении многих лет остается предметом научной дискуссии. Разные исследователи насчитывают в ее составе от 1 (*L. caerulea* L. (Rehder, 1903)) до 15—17 видов (Пояркова, 1958). В Евразии произрастают следующие виды: *L. pallasii* Ledeb., *L. kamtschatica* (Sevast.) Pojark., *L. baltica* Pojark., *L. edulis* Turcz. ex Freyn, *L. turczaninowii* Pojark., *L. altaica* Pall. ex DC., *L. stenantha* Pojark., *L. bushiorum* Pojark., *L. iliensis* Pojark., *L. caerulea* L. (Пояркова, 1958), *L. regeliana* Boczkar., *L. emphyllocalyx* Maxim. (Бочкарникова, 1975, 1979). В Северной Америке встречаются еще 2 вида, относящихся к подсекции *Caeruleae*, — *L. villosa* (Michaux) Muhl. и *L. cauriana* Fern. (Fernald, 1925). Современные исследователи предлагают меньшее число видов в составе подсекции — от 2 (*L. caerulea* и *L. iliensis* (Skvortsov, 1986)) до 4 (*L. caerulea*, *L. edulis*, *L. altaica*, *L. stenantha* (Рябова, 1980)) или 5 (*L. altaica*, *L. caerulea*, *L. iliensis*, *L. stenantha*, *L. venulosa* Maxim. (Ворошилов, 1992)).

Такое разнообразие мнений о числе видов обусловлено, с одной стороны, различным пониманием авторами объема вида, с другой — применяемыми методами исследования. В систематике жимолостей до настоящего времени использовали преимущественно морфологический, эколого-географический и отчасти цитологический методы. Однако если рассматривать ботанический вид как систему (Вавилов, 1931), то невозможно обойтись без комплексного его изучения с помощью не только перечисленных выше методов, но также и биохимического, иммунохимического, анатомического и других современных методов исследования (Розанова, 1946).

Интерпретацию результатов, полученных с помощью нескольких разных методов, как правило, сделать трудно из-за большого объема фактического материала. В связи с этим в ботанике все чаще применяются методы многомерного анализа. Первая попытка математического анализа данных о видах *Lonicera* была предпринята М. А. Авена (1967). На основе дискриминантного и корреляционного анализа 26 количественных и качественных признаков ею был сделан вывод о близком родстве видов *L. kamtschatica, L. pallasii, L. baltica, L. edulis, L. altaica.* Выявлено обособленное положение *L. caerulea* и *L. stenantha*, а также *L. iliensis* от остальных видов подсекции. Последующие исследования привели к выявлению различий видов из подсекции *Caeruleae* по ряду признаков, не учтенных в работе Авена, — морфологических (Недолужко, 1986; Куклина, 1985; Ворошилов, 1992), анатомических (Плеханова, Соколова, 1992), биохимических (Плеханова и др., 1989, 1993), а также по числам хромосом (Ретина, 1982; Skvortsov, 1986; Плеханова и др., 1992). Все эти обстоятельства, а также накопленная к настоящему времени значительная информация об изменчивости основных систематических признаков видов *Lonicera* из подсекции *Caeruleae* побудили нас предпринять попытку обобщить имеющиеся в нашем распоряжении данные методом главных компонент (Лоули, Максвелл, 1967; Окунь, 1974; Иберла, 1980).

Цель настоящего исследования — на основе анализа изменчивости комплекса морфологических, анатомических, цитологических, биохимических признаков и географического распространения видов *Lonicera* из подсекции *Caerùleae* сгруппировать их по степени сходства и различия.

Материал и методика

Объекты изучения — 85 популяций 11 видов *Lonicera* из секции *Caeruleae* (табл. 1). При анализе исследуемого материала было принято деление подсекции на виды согласно «Флоре СССР», т. 23 (Пояркова, 1958) с учетом последующих дополнений (Авена, Циновскис, 1971; Бочкарникова, 1975, 1979), как наиболее дробное. Североамериканский вид *L. villosa* принимали в трактовке М. Fernald (1925). У *L. edulis* раздельно анализировали диплоидную и тетраплоидную расы (Плеханова и др., 1992). Сбор объектов исследования проводился на территориях Российской Федерации, Казахстана, Кыргызстана, Таджикистана в 1972—1987 гг. экспедициями Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). Семена *L. villosa* были получены из Института генетических ресурсов Канады (г. Оттава).

Изучение собранного гербария, семян и растений — сеянцев дикорастущей жимолости было проведено в отделах плодовых культур, цитологии и анатомии, молекулярной биологии ВИР, а также на Павловской опытной станции ВИР (г. Павловск Ленинградской обл.). При анализе морфологических признаков *L. caerulea, L. stenantha, L. villosa* дополнительно использованы материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) по странам Западной Европы, Афганистану и Канаде.

В качестве исходных данных для анализа главных компонент использовали средние арифметические 48 признаков исследованных 85 популяций (табл. 2). Объекты исследования, методы измерения признаков, объемы выборок и статистические характеристики отдельных популяций подробно описаны в наших предыдущих публикациях (Плеханова, 1986, 1989, 1990; Плеханова и др., 1989, 1992, 1993). Для определения географического положения мест сбора образцов (широты и долготы) использовали координаты ближайших метеостанций (Список..., 1959), мелкомасштабные карты соответствующих краев и областей Российской Федерации, а также Атлас Мира (Philip's..., 1987).

ТАБЛИЦА 1

Репрезентативность видов *Lonicera* — объектов исследования в факторном анализе

Виды	Плоидность 2n	Число популяций с изученными признаками					
		морфология (15)	анатомия (6)	биохимия (5)	фенолы (8)	глобулины (8)	география (2)
L. pallasii	36	9	6	9	3	3	9
L. emphyllocalyx	36	7	3	7	3	33	7
L. kamtschatica	36	7	3	7	3	3	7
L. edulis	18	11	4	11	3	3	11
L. edulis	36	9	4	9	4	4	9
L. turczaninowii	36	5	3	5	3	3	5
L. altaica	36	9	4	9	3	3	9
L. stenantha	36	7	5	5	3	3	7
L. iliensis	18	2	2	2	2	2	2
L. regeliana	18	5	5	5	3	3	5
L. caerulea	36	6	—	—	—	—	6
L. villosa	36	8	1	7	7	—	8

Примечание. В скобках приведено число изученных признаков.

Данные обработаны методом главных компонент (Окунь, 1974; Ростова, Колодяжный, 1976) в Биологическом научно-исследовательском институте Петербургского государственного университета. Первым этапом анализа было исследование изменчивости видов по группам признаков — морфологических, анатомических, биохимических (отдельно по классам соединений). По каждой из групп выявлены ведущие признаки, наиболее тесно коррелирующие с главными компонентами, определены значения факторов (главных компонент). Используя относительную долю накопленной суммы факторной дисперсии в качестве показателя информативности (*I*), определили число факторов, достаточное для дальнейшего анализа: во всех случаях первые две (три) главные компоненты определяют до 75% общей дисперсии. Соответственно при использовании последующих компонент (четвертой и пятой) значение *I* увеличивается немного и может рассматриваться как избыточное.

На втором этапе значения первых трех (двух) главных компонент, вычисленных по каждой из групп, были введены в анализ в качестве новых признаков. Данные о содержании сухого вещества, сахаров, кислот, аскорбиновой кислоты в плодах были исключены из дальнейшего анализа ввиду высокой изменчивости по годам наблюдений; различия по этим признакам между видами относительно невелики. В качестве самостоятельных признаков дополнительно были включены в анализ значения широты и долготы мест естественного произрастания конкретных популяций.

Некоторые признаки были исследованы не у всех популяций того или иного вида (анатомия, фенольные соединения, белки семян); отсутствующие значения мы заменяли на средние арифметические, вычисленные для соответствующего вида по тем популяциям, у которых эти признаки измерены.

Графически амплитуда изменчивости каждого вида представлена в виде облака (в системе трех координат-факторов), каждая точка в котором соответствует конкретной популяции. Размеры облака и плотность расположения точек в нем отражают характер внутривидовой изменчивости.

Результаты исследований

Морфология листа, цветка, плода. 28.2% общей дисперсии 15 исследованных морфологических признаков определяются первой главной ком-

ТАБЛИ

Средние и стандартные отклонения морфолого-анатомических

Признаки	Виды				
	L. pallasii	*L. emphylocalyx*	*L. kamtschatica*	*L. edulis* (18)	*L. edulis* (36)
Морфологические					
Число растений *	149	135	123	498	675
Встречаемость растений с прилистниками, %	55.8 ± 20.8	9.0 ± 8.2	52.7 ± 8.0	36.2 ± 13.5	92.7 ± 8.0
Длина листа, мм	42.8 ± 3.6	43.3 ± 2.9	46.8 ± 4.4	38.0 ± 4.9	41.7 ± 4.3
Ширина листа, мм	21.6 ± 3.2	23.0 ± 2.5	19.5 ± 2.2	12.5 ± 1.4	16.0 ± 1.9
Длина черешка, мм	3.6 ± 0.9	3.7 ± 0.2	3.8 ± 0.2	2.6 ± 0.4	2.2 ± 0.6
Индекс листа	2.06 ± 0.2	2.04 ± 0.2	2.42 ± 0.2	3.15 ± 0.3	2.69 ± 0.3
Встречаемость опушенной верхней поверхности листа, %	87.9 ± 9.6	97.0 ± 4.7	100	90.8 ± 9.3	61.8 ± 9.2
Встречаемость опушенной нижней поверхности листа, %	99.2 ± 2.0	100	100	98.4 ± 4.1	91.0 ± 9.8
Длина венчика, мм	12.3 ± 1.0	15.0 ± 2.1	14.5 ± 1.5	10.5 ± 0.7	13.4 ± 1.4
Диаметр венчика, мм	6.4 ± 1.0	8.8 ± 1.5	9.3 ± 1.6	6.0 ± 0.6	6.1 ± 1.0
Длина трубки венчика, мм	8.7 ± 0.9	9.6 ± 1.3	8.8 ± 0.9	6.9 ± 0.6	8.5 ± 1.2
Индекс (трубка/отгиб)	2.44 ± 0.5	1.82 ± 0.5	1.57 ± 0.4	1.91 ± 0.4	1.71 ± 0.4
Длина прицветника, мм	4.6 ± 0.6	8.7 ± 3.6	9.4 ± 1.9	5.9 ± 2.3	6.6 ± 1.8
Длина цветоножки, мм	3.0 ± 1.7	4.2 ± 2.0	3.6 ± 0.7	4.6 ± 1.7	6.3 ± 1.7
Длина плода, мм	13.1 ± 1.8	16.5 ± 1.5	17.4 ± 2.3	14.5 ± 2.4	17.9 ± 3.0
Диаметр плода, мм	7.6 ± 1.1	10.5 ± 0.6	10.2 ± 0.9	7.4 ± 1.1	8.6 ± 1.0
Индекс плода	1.73 ± 0.3	1.57 ± 0.1	1.71 ± 0.3	2.00 ± 0.4	2.11 ± 0.4
Встречаемость горькоплодных растений в популяции, %	85.2 ± 9.9	2.0 ± 2.3	0.1 ± 0.4	2.1 ± 3.6	37.2 ±14.9
Анатомические					
Число растений *	6	3	3	4	4
Число клеток на 1 мм^2 верхней эпидермы	643 ± 99	689 ± 61	781 ± 152	1135 ± 54	557 ± 110
Число устьиц на 1 мм^2 верхней эпидермы	0	0	0	0	0
Число клеток на 1 мм^2 нижней эпидермы	946 ± 72	1000 ± 96	1115 ± 187	2012 ± 308	852 ± 116
Число устьиц на 1 мм^2 нижней эпидермы	279 ± 18	330 ± 39	348 ± 22	646 ± 72	308 ± 47
Толщина листа, мкм	184 ± 12	155 ± 10	158 ± 22	136 ± 27	184 ± 11
Коэффициент палисадности	45.5 ± 1.8	47.0 ± 2.6	48.7 ± 7.0	47.5 ± 1.2	49.0 ± 2.2
Биохимические					
Число растений	60	56	152	60	104
Сухое вещество, %	14.4 ± 1.0	14.5 ± 1.2	14.1 ± 0.7	14.2 ± 0.9	14.5 ± 1.0
Сумма сахаров, %	5.7 ± 1.2	7.5 ± 1.5	7.7 ± 1.0	7.5 ± 1.1	7.6 ± 0.8
В том числе сахароза, %	0.42 ± 0.1	0.06 ± 0.1	0.50 ± 0.1	0.05 ± 0.1	0.31 ± 0.2
Титруемая кислотность, %	3.8 ± 0.6	2.9 ± 0.6	2.7 ± 0.5	2.5 ± 0.3	2.6 ± 0.2
Аскорбиновая кислота, мг/100 г	60.0 ± 6.1	62.0 ± 9.9	71.7 ± 9.6	52.6 ±11.5	56.3 ± 5.8
Фенольные соединения плодов, мг/100 г					
Число растений *	3	3	3	3	4
Свободные катехины	296 ± 15	235 ± 68	243 ± 28	185 ± 75	558 ± 135
Проантоцианидины	423 ± 81	252 ± 8	400 ± 32	436 ± 48	625 ± 109
Хлорогеновые кислоты	33 ± 9	21 ± 2	46 ± 5	48 ± 14	49 ± 11
Рутин	11.0 ± 2.4	8.8 ± 1.3	7.2 ± 1.4	11.6 ± 2.7	19.2 ± 5.8
Лютеолин	6.5 ± 1.3	10.0 ± 1.3	11.6 ± 3.0	0	10.5 ± 3.3
Изокверцитрин	4.1 ± 0.7	8.8 ± 2.0	9.1 ± 2.7	11.8 ± 3.1	9.2 ± 2.9
Кверцитрин	0	0	2.8 ± 1.4	10.5 ± 5.1	0
Диосмин	0	0	0	0	0

ЦА 2

и биохимических характеристик видов *Lonicera*

(плоидность)

L. turczaninowii	*L. altaica*	*L. stenantha*	*L. iliensis*	*L. regeliana*	*L. villosa*	*L. caerulea*
36	184	50	56	169	31	15
100	93.3 ± 15.2	63.1 ± 16.3	78.5 ± 4.9	100	80.1 ± 24.8	40.2 ± 15.4
47.7 ± 5.3	47.1 ± 8.3	28.3 ± 3.6	33.6 ± 1.2	38.5 ± 4.3	38.9 ± 8.4	32.6 ± 6.1
16.7 ± 1.0	20.0 ± 2.7	11.8 ± 1.7	9.4 ± 1.0	18.9 ± 2.2	19.4 ± 4.4	19.4 ± 2.1
2.4 ± 0.8	3.4 ± 0.8	2.1 ± 0.7	3.2 ± 0.3	3.7 ± 0.3	4.1 ± 1.3	2.2 ± 0.6
2.89 ± 0.2	2.41 ± 0.4	2.41 ± 0.3	3.67 ± 0.2	2.05 ± 0.1	2.02 ± 0.2	1.67 ± 0.2
23.2 ± 8.8	5.11 ± 9.2	1.3 ± 3.4	0	100	32.9 ± 9.6	68.5 ± 9.9
60.8 ± 7.3	47.2 ± 9.3	30.7 ± 6.8	13.0 ± 4.2	100	84.5 ± 9.0	100
12.6 ± 0.6	11.8 ± 1.2	11.0 ± 1.1	12.2 ± 1.4	12.0 ± 1.1	11.2 ± 1.0	11.2 ± 1.2
6.6 ± 0.6	5.5 ± 0.9	5.9 ± 0.4	6.6 ± 0.6	5.1 ± 1.0	5.1 ± 0.2	5.4 ± 1.1
8.3 ± 0.8	8.6 ± 1.0	8.6 ± 0.9	7.8 ± 0.6	9.7 ± 0.9	5.1 ± 0.4	7.5 ± 1.2
1.91 ± 0.3	2.98 ± 0.7	3.58 ± 0.2	1.95 ± 0.1	4.24 ± 0.8	0.96 ± 1.0	2.18 ± 0.8
6.1 ± 1.9	4.8 ± 0.6	2.8 ± 0.2	4.0 ± 0.1	5.0 ± 0.7	4.6 ± 1.0	4.9 ± 1.1
4.9 ± 1.0	5.2 ± 1.5	3.9 ± 1.2	7.6 ± 0.2	5.4 ± 1.2	1.8 ± 0.7	7.0 ± 1.4
18.0 ± 2.2	15.8 ± 2.3	8.9 ± 1.9	8.9 ± 2.5	16.3 ± 2.9	10.7 ± 2.7	10.1 ± 1.5
9.0 ± 0.9	8.8 ± 0.9	7.6 ± 1.4	7.2 ± 1.4	9.0 ± 0.7	7.0 ± 1.2	8.2 ± 1.0
2.02 ± 0.2	1.79 ± 0.2	1.16 ± 0.1	1.20 ± 0.1	1.80 ± 0.2	1.51 ± 0.3	1.28 ± 0.2
73.8 ± 9.0	98.3 ± 2.9	81.1 ± 9.4	10.2 ± 3.1	5.8 ± 3.9	81.4 ± 8.8	90.7 ± 7.9
3	3	5	2	5	1	2
591 ± 12	634 ± 152	1202 ± 231	1176 ± 361	935 ± 119	438	—
0	0	38 ± 15	46 ± 3	0	0	—
930 ± 75	1131 ± 254	1363 ± 192	1824 ± 83	1412 ± 153	1050	—
343 ± 12	326 ± 36	336 ± 79	583 ± 24	532 ± 93	385	—
178 ± 25	165 ± 8	213 ± 33	132 ± 32	148 ± 23	189	—
48.3 ± 1.5	45.8 ± 3.9	53.3 ± 1.8	45.5 ± 0.7	48.0 ± 1.2	50	—
48	68	40	6	36	48	—
14.0 ± 0.8	13.2 ± 1.2	13.9 ± 1.0	14.8 ± 0.5	16.6 ± 0.4	15.0 ± 2.1	—
6.2 ± 0.9	5.6 ± 1.0	6.0 ± 0.8	4.9 ± 0.4	7.0 ± 1.0	5.3 ± 1.4	—
0.08 ± 0.1	0.18 ± 0.1	0.12 ± 0.1	0.48 ± 0.3	0.45 ± 0.2	0.21 ± 0.2	—
3.0 ± 0.2	3.4 ± 0.4	4.2 ± 0.5	2.6 ± 0.6	2.5 ± 0.5	3.5 ± 0.7	—
49.2 ± 9.3	50.3 ± 9.6	53.0 ± 13.5	103.5 ± 7.8	30.6 ± 5.1	60.1 ± 9.8	—
3	3	3	2	3	7	—
268 ± 101	527 ± 102	322 ± 44	140 ± 25	429 ± 146	240 ± 119	—
302 ± 166	664 ± 78	536 ± 100	188 ± 9	721 ± 156	228 ± 85	—
42 ± 3	68 ± 24	30 ± 4	89 ± 7	99 ± 8	44 ± 15	—
19.0 ± 4.8	0	8.1 ± 0.6	48.2 ± 0.6	27.4 ± 9.0	7.7 ± 0.8	—
9.1 ± 4.4	10.2 ± 0.6	6.0 ± 1.0	14.5 ± 1.2	0	5.7 ± 1.2	—
6.0 ± 0.9	7.0 ± 0.3	11.1 ± 5.4	10.1 ± 1.7	10.8 ± 4.7	6.2 ± 1.5	—
0	1.4 ± 0.6	2.9 ± 1.4	0	0	0	—
0	5.6 ± 2.6	0	0	0	0	—

Признаки	Виды				
	L. pallasii	*L. emphylocalyx*	*L. kamtschatica*	*L. edulis* (18)	*L. edulis* (36)
Запасные белки семян **					
Число популяций	3	3	3	3	4
Полипептиды					
9	3	3	3	3	3
10	2	2	2	0	0
11	3	3	3	3	2
12	3	0	0	2	0
13	3	1	3	3	2
14	3	2	3	3	2
15	0	0	0	0	0
16	0	0	2	0	0

Примечание. * Из каждой популяции для исследований брали одно растение. ** Обозначения кон

понентой (табл. 3). Самые высокие нагрузки по этой компоненте (M_1) у длины листа и прицветника, длины и диаметра венчика и плода ($R = 0.624$—0.818), следовательно, ее можно интерпретировать как «фактор общих размеров». Вторая главная компонента (M_2), охватывающая 15.1% дисперсии, коррелирует с индексом формы листовой пластинки ($R = 0.789$) и с ее шириной в средней части (R = —0.704), ее интерпретируем как «фактор формы листа». Третья главная компонента (M_3) — «фактор формы цветка» — определяет 12.9% дисперсии. Ведущие признаки — длина трубки и отношение длины трубки к длине отгиба ($R = 0.690$—0.735).

В трехмерной системе координат (M_1, M_2, M_3) по комплексу морфологических признаков каждый вид занимает достаточно обособленное положение, соответствующее величине и форме его вегетативных и генеративных органов (рис. 1). Наиболее крупные листья, цветки и плоды характерны для видов *L. emphyllocalyx, L. kamtschatica, L. regeliana* (табл. 2), о чем свидетельствует их место в области положительных значений M_1. Сравнительно мелкими размерами (отрицательные значения по M_1) отличаются вегетативные и генеративные органы у видов *L. iliensis, L. stenantha, L. edulis* (диплоидная раса), *L. villosa, L. caerulea.*

Расположение видов в системе координат M_2 и M_3 позволяет наблюдать их различия по форме листа и цветка. Самые узколистные виды — *L. iliensis* и *L. stenantha* (правая сторона графика — положительные значения M_2), а широколистные — *L. villosa, L. emphyllocalyx* и отдельные популяции *L. pallasii.* Наиболее длиннотрубчатые (по абсолютной и относительной величинам трубки венчика) виды — *L. regeliana, L. turczaninowii, L. edulis* (тетраплоидная раса), они имеют максимальные положительные значения по M_3. Наиболее отличаются от этих видов короткотрубчатые *L. edulis* (диплоидная раса), *L. iliensis, L. stenantha, L. villosa.*

Близкое расположение видов в системе координат M_1, M_2, M_3 позволяет также отметить трансгрессию по морфологическим признакам у *L. kamtschatica—L. emphyllocalyx, L. pallasii—L. altaica, L. altaica—L. regeliana, L. turczaninowii—L. edulis* (тетраплоидная раса) и слабее выраженную — у *L. iliensis—L. stenantha.* В целом близость видов в системе комплекса морфологических признаков и трансгрессия между некоторыми из них свидетельствуют о преобладании сходства над различиями у исследованных видов подсекции *Caeruleae* (по крайней мере по этим признакам).

(плоидность)

L. turczaninowii	*L. altaica*	*L. stenantha*	*L. iliensis*	*L. regeliana*	*L. villosa*	*L. caerulea*
—	3	3	2	3	—	—
—	3	3	3	3	—	—
—	1	2	2	1	—	—
—	3	3	3	3	—	—
—	2	0	0	1	—	—
—	3	1	3	3	—	—
—	3	2	3	3	—	—
—	0	1	2	0	—	—
—	0	0	0	0	—	—

центрации белков семян: 0 — отсутствуют, 1 балл — слабая, 2 балла — средняя, 3 балла — высокая.

ТАБЛИЦА 3

Факторная структура изменчивости морфологических признаков исследованных видов *Lonicera*

Признаки	Факторные нагрузки		
	R_1	R_2	R_3
Встречаемость растений с прилистниками, %	—0.209	0.159	0.482
Длина листа, мм	**0.624**	—0.075	0.132
Ширина листа, мм	0.538	**—0.704**	0.219
Длина черешка, мм	0.395	—0.558	—0.085
Индекс листа	—0.067	**0.789**	—0.225
Встречаемость растений с опушенной нижней стороной листа, %	0.463	—0.180	—0.472
Длина венчика, мм	**0.818**	0.011	0.223
Диаметр венчика, мм	**0.701**	0.118	—0.126
Длина трубки, мм	0.471	0.192	**0.690**
Индекс цветка (трубка/отгиб)	—0.272	0.090	**0.735**
Длина прицветника, мм	**0.732**	0.128	—0.203
Длина цветоножки, мм	0.005	0.575	0.290
Длина плода, мм	**0.705**	0.378	0.130
Диаметр плода, мм	**0.735**	—0.030	0.322
Индекс плода	0.320	0.457	—0.104
Факторная дисперсия (*FD*), %	28.2	15.1	12.9
Показатель информативности (*I*), %	28.2	43.3	56.2

Примечание. В табл. 3—8 полужирным шрифтом выделены факторные нагрузки ведущих признаков.

Анатомия листа. При исследовании изменчивости шести анатомических признаков обнаружена их взаимная согласованность: 48.6% общей дисперсии определяет фактор A_1, включающий в себя с наиболее высокими нагрузками число клеток и устьиц верхней и нижней эпидермы на единицу площади, а также толщину пластинки. Можно интерпретировать эту главную компоненту как «фактор деления и роста клеток листа». Вторая главная компонента (A_2 — 28.0% дисперсии) отражает различные проявления мезоморфности в структуре пластинки листа, ее интерпретируем как «фактор мезоморфности». Его ведущие признаки — коэффициент палисадности и устьичный индекс нижней эпидермы (табл. 4).

По фактору деления и роста клеток листа (A_1) виды можно разделить на две группы, соответствующие разным уровням плоидности (рис. 2). Диплоидные

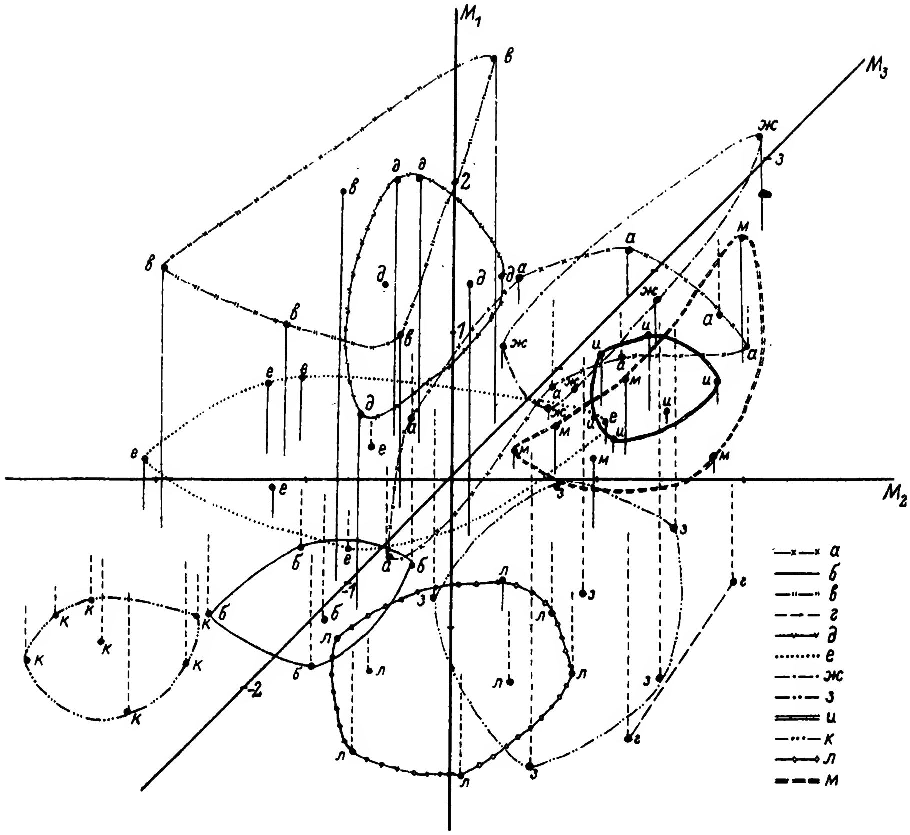


Рис. 1. Распределение видов *Lonicera* в системе координат факторов M_1, M_2, M_3 морфологических признаков.

Обозначения видов здесь и на рис. 2—6: *а* — *L. altaica*, *б* — *L. caerulea*, *в* — *L. emphyllocalyx*, *г* — *L. iliensis*, *д* — *L. kamtschatica*, *е* — *L. pallasii*, *ж* — *L. regeliana*, *з* — *L. stenantha*, *и* — *L. turczaninowii*, *к* — *L. villosa*, *л* — *L. edulis* (диплоидная раса), *м* — *L. edulis* (тетраплоидная раса).

ТАБЛИЦА 4

Факторная структура изменчивости анатомических признаков исследованных видов *Lonicera*

Признаки	Факторные нагрузки	
	R_1	R_2
Число клеток верхней эпидермы на 1 мм^2	**0.772**	0.515
Число клеток нижней эпидермы на 1 мм^2	**0.923**	0.245
Число устьиц на 1 мм^2 нижней эпидермы	**0.956**	—0.127
Толщина листовой пластинки, мкм	**—0.724**	0.502
Коэффициент палисадности	—0.014	**0.713**
Устьичный индекс нижней эпидермы	0.168	**—0.739**
Факторная дисперсия (*FD*), %	48.6	28.0
Показатель информативности (*I*), %	48.6	76.6

виды *L. iliensis*, *L. regeliana*, а также диплоидная раса *L. edulis* отличаются мелкими клетками и большим числом устьиц нижней эпидермы (табл. 2) и образуют обособленную группу в области положительных значений A_1. Группа тетраплоидных видов с крупными клетками и меньшим по сравнению с

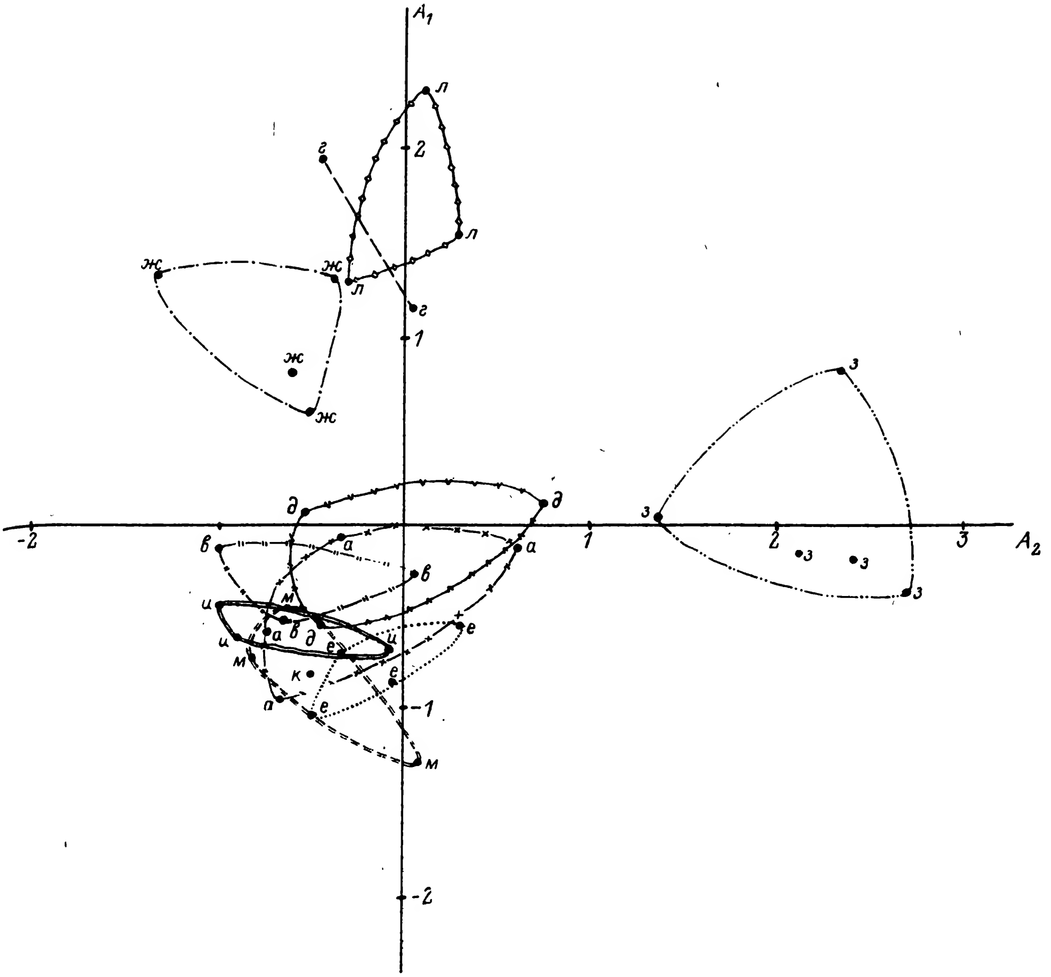


Рис. 2. Распределение видов *Lonicera* в системе координат факторов A_1, A_2 анатомических признаков.

диплоидами числом устьиц расположена в основном в области нулевых и отрицательных значений A_1. Среди тетраплоидов обособлен по большей толщине листовой пластинки и высокому коэффициенту палисадности среднеазиатский ксероморфный вид *L. stenantha*. Остальные тетраплоидные виды *Lonicera* из подсекции *Caeruleae* отличаются большим сходством анатомического строения листа, что нашло отражение в трансгрессии их проекций на плоскость A_1, A_2 (рис. 2).

Таким образом, различия по анатомическим признакам листа преимущественно связаны с разделением диплоидных и тетраплоидных видов подсекции *Caeruleae*. Обособление *L. stenantha'* в группе тетраплоидных видов обусловлено признаками ксероморфного строения, наиболее выраженными у этого вида.

Химический состав плодов. Количественный анализ накопления таких компонентов химического состава плодов, как сухое вещество, сахара, титруемая кислотность и аскорбиновая кислота, редко используется для целей систематики растений вследствие высокой экологической изменчивости этих признаков. В результате наших исследований подтверждена эта особенность.

ТАБЛИЦА 5

Факторная структура изменчивости содержания фенольных соединений в плодах исследованных видов *Lonicera*

Признаки	Факторные нагрузки		
	R_1	R_2	R_3
Свободные катехины	**0.799**	—0.432	0.054
Проантоцианидины	**0.915**	—0.138	—0.160
Хлорогеновые кислоты	**0.589**	0.318	0.447
Рутин	0.239	0.533	**0.723**
Лютеолин	—0.086	—0.428	0.528
Изокверцитрин	0.581	0.566	—0.153
Кверцитрин	0.167	0.513	**—0.711**
Диосмин	0.428	**—0.649**	—0.205
Факторная дисперсия (*FD*), %	30.4	22.7	19.9
Показатель информативности (*I*), %	30.4	53.1	73.0

Первая главная компонента (C_1) коррелирует с содержанием сухого вещества, суммой сахаров и титруемой кислотностью ($R = 0.682$—0.876), вторая (C_2) — с содержанием сахарозы ($R = 0.830$), третья (C_3) — с накоплением аскорбиновой кислоты ($R = 0.885$). Распределение видов в пространстве C_1, C_2, C_3 показало их значительную трансгрессию как следствие высокого уровня внутривидовой изменчивости. По отношению к ведущему фактору (C_1) все исследованные виды были разделены на две группы — с высоким (*L. kamtschatica, L. edulis, L. emphyllocalyx, L. regeliana*) и низким (*L. pallasii, L. altaica, L. stenantha, L. turczaninowii, L. villosa*) содержанием сухого вещества и основных его компонентов. В первой группе *L. kamtschatica* занимает несколько обособленное положение благодаря повышенному содержанию в плодах сахарозы и аскорбиновой кислоты (табл. 2).

В хемосистематике растений значительно чаще используют исследование фенольных соединений плодов. Мы анализировали количественное содержание 8 биологически активных фенольных соединений, содержащихся в зрелых плодах жимолости (табл. 5). Ведущая главная компонента в изменчивости этих признаков (F_1 — 30.4% дисперсии) — количественное накопление флаванов (свободных катехинов и проантоцианидов) и хлорогеновой кислоты (эти вещества содержались в плодах всех изученных нами видов); вторая главная компонента (F_2) — накопление в плодах флавонов, в частности диосмина; третья (F_3) — содержание флавонолов — рутина и кверцитина. Перечисленные три фактора определяют в общей сложности 73% общей дисперсии.

В системе координат F_1, F_2, F_3 виды *L. altaica, L. regeliana, L. edulis* (как диплоидная, так и тетраплоидная расы), *L. iliensis* занимают обособленное положение (рис. 3). Для этих видов характерно повышенное содержание в плодах флаванов и хлорогеновой кислоты (табл. 2), что обусловило их расположение в области положительных значений F_1. Различия качественного состава минорных компонентов (флавонолов и флавонов), характерные для этих видов, выражаются в их расположении в системе F_2, F_3. Тетраплоидные виды *L. pallasii, L. emphyllocalyx, L. kamtschatica, L. villosa, L. stenantha, L. turczaninowii* близки друг к другу и по количественному, и по качественному составу фенольных соединений плодов (табл. 2). Для них характерны низкое содержание флаванов и хлорогеновой кислоты, отсутствие различий качественного состава минорных компонентов, поэтому они образуют трансгрессию в области отрицательных значений F_1. Вид *L. turczaninowii* отличается от тетраплоидной расы *L. edulis* только по накоплению флаванов в плодах.

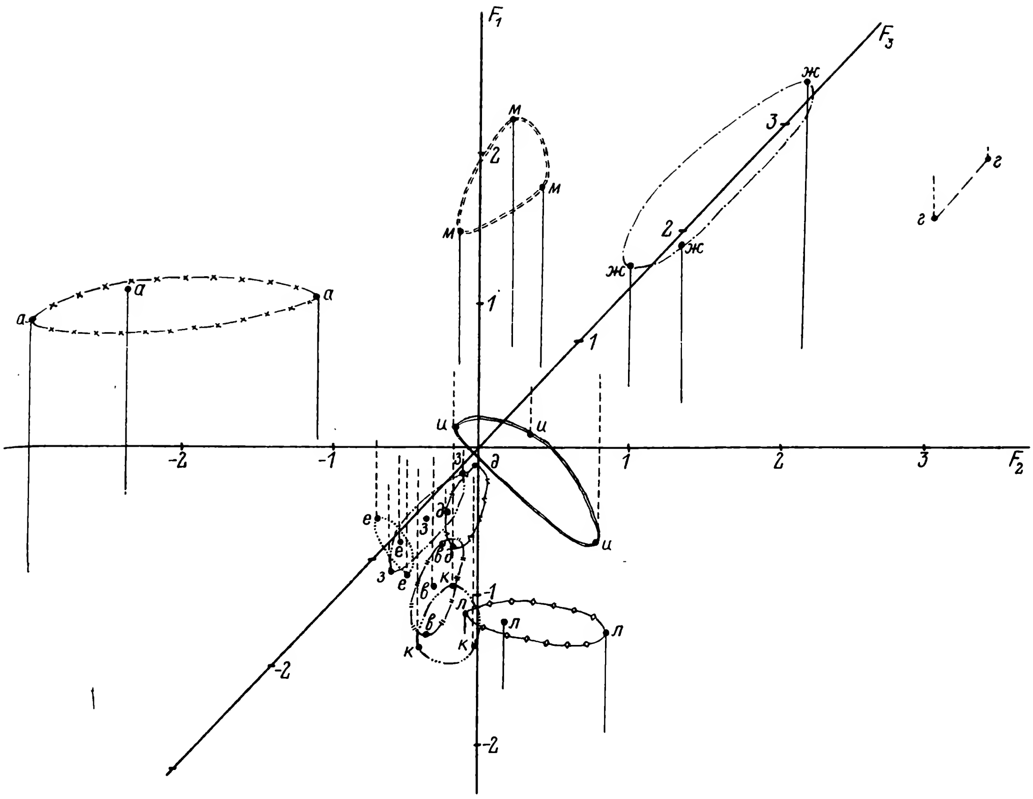


Рис. 3. Распределение видов *Lonicera* в системе координат факторов F_1, F_2, F_3 признаков фенольных соединений.

Запасные белки семян у видов *Lonicera* из подсекции *Caeruleae* представлены глобулинами, причем видовое разнообразие определяется по присутствию специфичных кислых полипептидов $11S$-глобулинов, условно обозначенных (табл. 2, 6) 9—16 (Плеханова и др., 1989). Три первые главные компоненты изменчивости запасных белков семян (P_1, P_2, P_3) охватывают 77.2% общей дисперсии (табл. 6). P_1 коррелирует с содержанием полипептидов 13 и 14, общих для всех исследованных видов, но их интенсивность выражена в разной степени (табл. 2) — от слабой (1 балл) до сильной (3 балла). Эту главную компоненту можно интерпретировать как «фактор количества белков». P_2 коррелирует с содержанием полипептидов 10 и 12. Это интенсивно выраженные белки, характерные для отдельных видов. Поэтому мы считаем P_2 «фактором интенсивных видоспецифичных белков». Третью главную компоненту (P_3) можно условно назвать «фактором слабых видоспецифичных белков», так как с ней коррелирует содержание полипептидов 15 и 16 — слабых белков, присущих отдельным видам.

Рассмотрим группировку видов жимолости подсекции *Caeruleae* по сходству состава запасных белков семян. В связи с установленной нами малой внутривидовой изменчивостью этих характеристик каждый вид на рис. 4 представлен только одной точкой, соответствующей среднему значению. По качественному составу можно выделить следующие группы: *L. altaica*—*L. pallasii*—*L. regeliana*; *L. stenantha*—*L. iliensis*. Виды *L. kamtschatica*—*L. emphyllocalyx*, а также обе расы *L. edulis* близки по качественному составу запасных белков семян, но различаются по их количественному накоплению (табл. 2).

ТАБЛИЦА 6

Факторная структура изменчивости качественного состава кислых полипептидов II-*S* глобулинов исследованных видов *Lonicera*

Признаки	Факторные нагрузки		
	R_1	R_2	R_3
Полипептиды			
9	0.357	0.800	0.082
10	0.587	0.295	0.272
11	0.527	—0.691	0.191
12	0.905	—0.127	0.109
13	0.917	—0.005	0.194
14	—0.203	0.441	0.684
15	0.479	0.513	—0.624
16	0.865	—0.140	—0.147
Факторная дисперсия (*FD*), %	42.9	21.2	13.1
Показатель информативности (*I*), %	42.9	64.1	77.2

Анализ по комплексу признаков. Значения наиболее информативных главных компонент, вычисленные по отдельным пространствам признаков, были введены в анализ в качестве новых интегральных признаков. По этим показателям вновь был сделан анализ главных компонент. Полученные главные компоненты условно названы нами факторами второго порядка (K_1, $K_2, \ldots, K_i$). Первые три главные компоненты определяют 58.2% общей

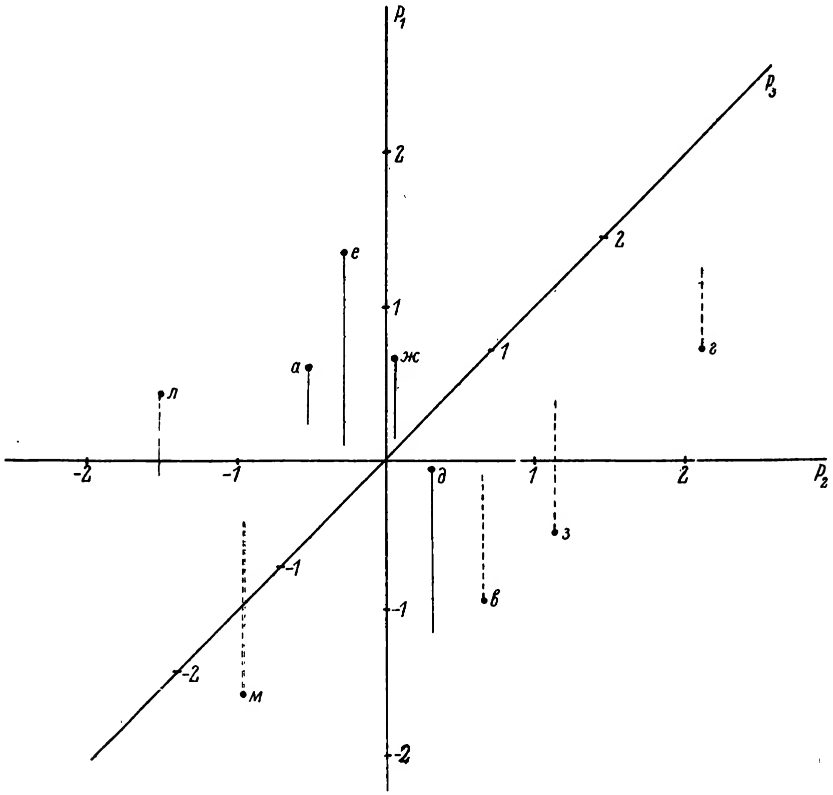


Рис. 4. Распределение видов *Lonicera* в системе координат факторов P_1, P_2, P_3 признаков запасных белков семян.

ТАБЛИЦА 7

Структура изменчивости главных компонент по группам признаков

Признаки	Содержание факторов первого порядка	Факторные нагрузки		
		R_1	R_2	R_3
Морфологические	Общие размеры	—0.399	—0.608	0.464
	Форма листа	0.476	0.182	0.537
	Форма цветка	—0.484	0.672	0.199
Анатомические	Размеры и деления клеток	0.853	—0.088	0.101
	Мезоморфности	—0.228	0.382	—0.645
Биохимические	Флаваны и хлорогеновые кислоты	0.159	0.622	0.590
	Флавоны	0.744	—0.319	—0.071
	Флавонолы	—0.654	0.102	0.167
Белки семян	Общие для всех видов	0.107	—0.338	0.068
	Видоспецифические интенсивные	—0.533	—0.227	—0.364
	Видоспецифические слабые	0.181	0.632	—0.254
Факторная дисперсия (*FD*), %		25.3	18.8	14.1
Показатель информативности (*I*), %		25.3	44.1	58.2

дисперсии. K_1 сильно коррелирует с A_1 (фактор деления и роста клеток листа), а также с F_2 и F_3 (изменчивость качественного состава флавонолов и флавонов). Ведущими признаками второго фактора (K_2) являются комплексные характеристики морфологической изменчивости (факторы общих размеров M_1 и формы цветка M_3). В фактор K_2 также включены изменчивость количественного содержания фенольных соединений в плодах (F_1) и качественный состав белков семян (P_3). Третий фактор (K_3) коррелирует с особенностями строения листа, отражающими степень мезоморфности (A_2), а также с M_2 — формой листовой пластинки (табл. 7).

Диплоидные виды *L. iliensis*, *L. regeliana* и диплоидная раса *L. edulis* находятся в области положительных значений K_1 (рис. 5). Они обособлены как друг от друга, так и от тетраплоидных видов *Lonicera* из подсекции *Caeruleae*. Последние (за исключением *L. stenantha*) отличаются низкими значениями K_1, сходными у разных тетраплоидов. По отношению к осям координат K_2 и K_3 тетраплоиды образуют практически непрерывный ряд в следующей последовательности: *L. villosa*—*L. kamtschatica*—*L. emphyllocalyx*—*L. pallasii*—*L. caerulea*—*L. turczaninowii*—*L. stenantha*—*L. edulis* (2n = 36)—*L. altaica*. В этом ряду отрицательные значения обоих факторов постепенно сменяются положительными. Трансгрессия наблюдается между видами *L. villosa*—*L. emphyllocalyx*—*L. caerulea*—*L. turczaninowii*, а также *L. altaica*—*L. edulis* (тетраплоидная раса). Несколько обособленное положение в группе тетраплоидов занимают такие виды, как *L. kamtschatica* (в области минимальных значений K_2 и K_3), *L. stenantha* (в области более высоких, чем у остальных тетраплоидов, значений K_1) и *L. altaica* (в области максимальных значений K_2, K_3).

Близкое расположение проекций исследованных видов *Lonicera* свидетельствует о преобладании сходства над различиями у тетраплоидов, об относительной близости к ним диплоидных видов *L. iliensis* и *L. regeliana* и обособленном положении в подсекции диплоидной расы *L. edulis*.

Анализ по комплексу признаков с учетом географического положения. Включение в анализ широты и долготы места естественного произрастания популяций способствовало внесению большей контрастности в полученные результаты. Виды объединялись в довольно четкие группы, внутри каждой из которых предполагалось наличие близкородственных связей. При этом факторная структура изменчивости (табл. 8) варьировала незначительно по сравнению с предыдущим результатом. Ведущим показателем

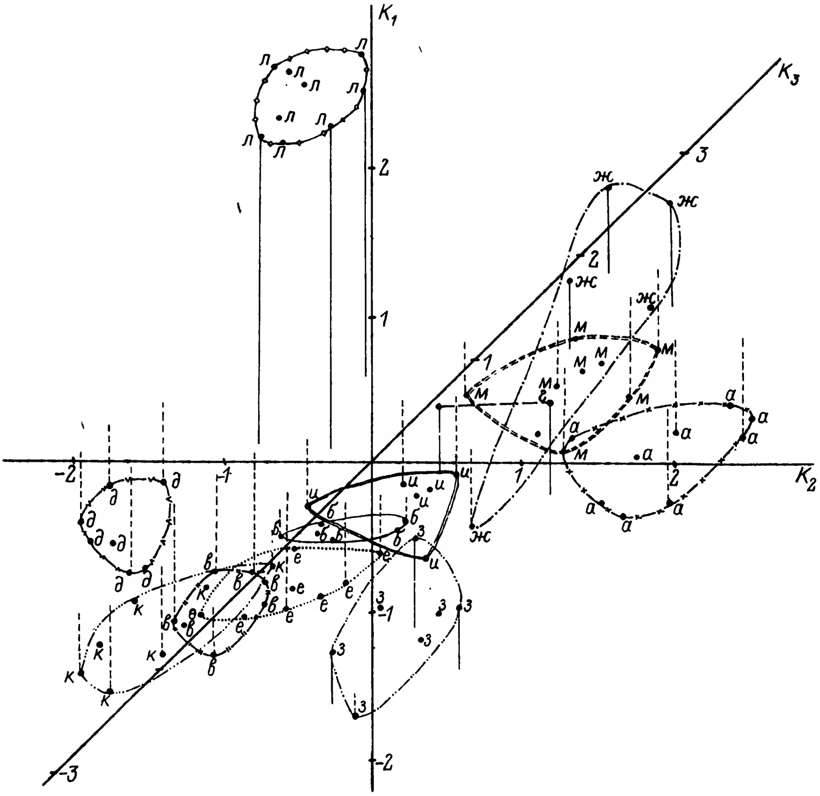


Рис. 5. Распределение видов *Lonicera* в системе координат факторов K_1, K_2, K_3 второго порядка.

ТАБЛИЦА 8

Структура изменчивости главных компонент по группам признаков с учетом географического распространения исследованных видов *Lonicera*

Признаки	Содержание факторов первого порядка	Факторные нагрузки		
		R_1	R_2	R_3
Морфологические	Общие размеры	—0.448	—0.154	0.035
	Форма листа	0.492	0.201	—0.147
	Форма цветка	—0.383	0.704	0.352
Анатомические	Размеры и деления клеток	0.842	—0.129	—0.107
	Мезоморфности	0.279	0.438	—0.170
Биохимические	Флаваны и хлорогеновые кислоты	0.234	0.506	0.387
	Флавоны	0.720	—0.266	—0.455
	Флавонолы	—0.646	0.252	—0.183
Белки семян	Общие для всех видов	0.106	—0.494	0.593
	Видоспецифические интенсивные	—0.557	0.016	—0.438
	Видоспецифические слабые	0.248	0.564	0.108
Географические	Северная широта	0.048	—0.557	0.711
	Восточная долгота	—0.234	—0.472	—0.476
Факторная дисперсия (*FD*), %		21.6	19.2	14.3
Показатель информативности (*I*), %		21.6	40.8	55.1

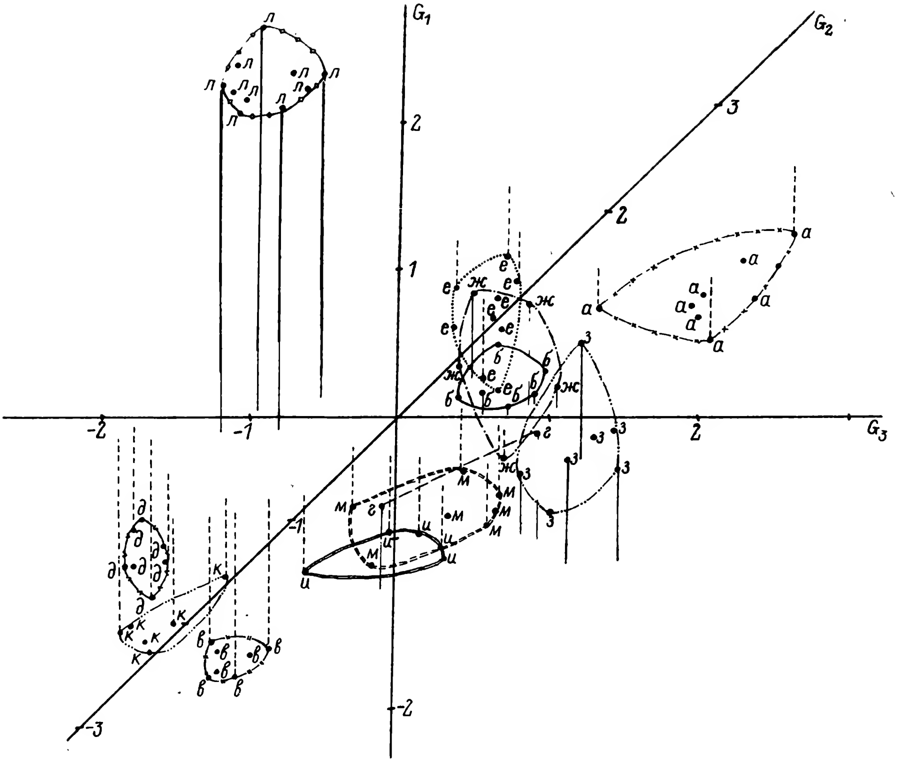


Рис. 6. Распределение видов *Lonicera* в системе координат факторов G_1, G_2, G_3 с учетом географического распространения.

в первой главной (G_1) компоненте в этом варианте анализа по-прежнему остается изменчивость деления и роста клеток листовой пластинки и качественных компонентов фенольных соединений (A_1, F_2, F_3), во второй (G_2) — форма цветка (M_3). Наибольшая нагрузка в G_3 принадлежит географической широте места сбора образца; как широта, так и долгота коррелируют также с G_2. Первые три главные компоненты в этом варианте анализа определяют 55.1% общей дисперсии.

В системе координат G_1, G_2, G_3 (рис. 6) все виды занимают достаточно обособленное положение. Исключение составляют *L. turczaninowii* и *L. edulis* (2n = 36), у которых трансгрессия по комплексу признаков настолько велика, что позволяет предположить идентичность этих видов. По взаимному расположению на рис. 6 можно выделить следующие группы близких между собой видов жимолости из подсекции *Caeruleae*.

1. Среднеазиатская. Объединяет виды *L. iliensis* и *L. stenantha*, для которых характерны наиболее выраженные признаки ксероморфности в подсекции *Caeruleae* — мелколистность, мелкоклеточность листа, амфистоматный тип устьиц. Эти виды близки по компонентному составу запасных белков семян, а также по размерам цветка.

2. Североевразиатская. Объединяет виды *L. altaica* и *L. pallasii*, имеющие высокую степень сходства по морфологическим признакам, анатомическому строению листа и компонентному составу запасных белков семян. Различия отмечены в качественном составе и накоплении фенольных соединений плодов.

3. Дальневосточно-североамериканская. Включает в себя мезоморфные виды *L. kamtschatica*, *L. emphyllocalyx*, *L. turczaninowii* (идентичный

тетраплоидной расе *L. edulis*) и *L. villosa*, имеющие значительное сходство по морфологическим и анатомическим признакам, а также по количественному составу фенольных соединений плодов. Небольшие различия установлены в компонентном составе запасных белков семян.

Дальневосточный диплоидный эндемичный вид *L. regeliana* занимает достаточно обособленное положение в подсекции *Caeruleae*. Отличается высоким уровнем внутривидовой изменчивости. От других видов подсекции отличается по признакам цветка, анатомическому строению листа и составу фенольных соединений плодов. По морфологическим признакам листа и составу запасных белков семян *L. regeliana* имеет некоторое сходство с *L. pallasii*, по строению цветка — с *L. turczaninowii* и тетраплоидной расой *L. edulis*.

Забайкальский диплоидный вид (географическая раса) *L. edulis* занимает по всем показателям, за исключением морфологических признаков, обособленное положение в подсекции *Caeruleae*. По размерам и форме листа он близок к *L. iliensis*, а по строению цветка — к изученным нами представителям *L. villosa*. В системе координат факторов G_1, G_2 диплоидный вид *L. edulis* занимает положение, близкое к положению видов в дальневосточно-североамериканской группе (рис. 6), от которых он отличается по количественным анатомическим признакам листа.

Западноевропейский вид *L. caerulea*, типовой для подсекции *Caeruleae*, был изучен по гербарным образцам (LE). В системе координат M_1, M_2, M_3 (рис. 1) и G_1, G_2, G_3 (рис. 6) проекция данного вида занимает положение, близкое к центральному как по отношению к началу координат, так и по отношению к проекциям других видов.

Обсуждение результатов

Полиморфизм вида *L. caerulea*, описанного К. Линнеем, был впервые отмечен в работах русских ботаников Н. С. Турчанинова (Turczaninow, 1845), П. А. Кириллова (Kirillow, 1849) и Э. Л. Регеля (1873). Наиболее полное отражение мирового разнообразия этого циркумголарктического бореального вида дал A. Rehder (1903). В рамках *L. caerulea* он объединил 8 разновидностей и 8 форм голубых жимолостей Евразии и Северной Америки. Широкое редеровское понимание вида *L. caerulea* принято систематиками во многих странах мира (Nakai, 1938; Torrey, Gray, 1969; Hulten, 1971; Browich, 1974; Hsu Ping-sheng, Wang Han-jin, 1988).

Центр современного распространения голубых жимолостей находится на севере и северо-востоке Евразии, т. е. на территориях России и соседних с ней стран. Поэтому закономерно, что наиболее полно морфологическое и эколого-географическое описание жимолости из подсекции *Caeruleae* сделано А. И. Поярковой в монографической обработке рода *Lonicera* для «Флоры СССР» (т. 23, 1958). Виды (географические расы) в данной сводке были объединены в ряды, отражающие филогенетические связи внутри подсекции. Мезоморфные виды — обитатели темнохвойной тайги — *L. pallasii, L. baltica, L. kamtschatica* объединены в ряд *Pallasianae*, а наиболее ксероморфные горные виды *L. turczaninowii, L. altaica, L. stenantha, L. bushiorum* — в ряд *Stenanthae*. Обособленное положение в системе, предложенной Поярковой, занимают *L. edulis, L. iliensis, L. caerulea*.

Объединение видов подсекции в надвидовые таксоны — ряды не получило поддержки в работах последующих исследователей (Зайцев, 1962; Рябова, 1980). Большинство систематиков не приняли деление подсекции *Caeruleae* на 10—11 видов, предложенное во «Флоре СССР», из-за полиморфности основного вида *L. caerulea*, наличия заходящих признаков в описаниях видов и многообразия переходных форм на стыках ареалов видов (Рябова, 1980;

Недолужко, 1986, 1987; Skvortsov, 1986; Ворошилов, 1992). Тем не менее устойчивый видовой статус сохранился у *L. altaica*, *L. stenantha*, *L. edulis* (Рябова, 1980), *L. iliensis* (Skvortsov, 1986), *L. edulis* (Недолужко, 1987). Остальные виды «Флоры СССР» были признаны внутривидовыми таксонами сборного полиморфного вида *L. caerulea*.

Детально вопросы классификации голубых жимолостей рассмотрены в работе В. Н. Ворошилова (1992). На основе анализа признаков цветка и хорологии видов подсекции *Caeruleae* он пришел к выводу о самостоятельности *L. altaica*, *L. iliensis*, *L. stenantha*. Дальневосточные виды *L. edulis*, *L. emphyllocalyx*, *L. regeliana*, *L. turczaninowii* как близкородственные объединены в один таксон — *L. venulosa*. Европейские, североевразиатские и североамериканские виды *L. baltica*, *L. borbasiana* (O. Kuntze) Degen., *L. kamtschatica*, *L. pallasii*, *L. cauriana* Fern., *L. solonis* (Eaton) Spreng., *L. velutina* DS., *L. villosa*, согласно этой клссификации, объединены в полиморфный вид *L. caerulea*, что служит подтверждением их эволюционной близости.

Полученные в настоящей работе данные не противоречат выводам предшествующих исследователей, но позволяют внести некоторые уточнения в систему видов подсекции *Caeruleae*. Филогенетическая близость северных евразиатских видов *L. pallasii*, *L. kamtschatica*, североамериканского *L. villosa*, а также островного японского *L. emphyllocalyx* подтверждена анализом морфологических, анатомических и биохимических признаков (табл. 2; рис. 1—5). Достаточно обособленное положение в подсекции *Caeruleae* по морфолого-анатомическим признакам занимает *L. stenantha* (рис. 1, 2), по биохимическим — *L. altaica* и *L. iliensis* (рис. 3), по комплексу признаков — диплоидная забайкальская раса *L. edulis* (рис. 5, 6). Тетраплоидные популяции последнего вида имеют большое сходство по морфолого-анатомическим признакам с *L. turczaninowii* и *L. altaica* (рис. 1, 2). Среднеазиатский эндемичный вид *L. iliensis* близок к другому среднеазиатскому виду *L. stenantha* по морфолого-анатомическим признакам и составу запасных белков семян (табл. 1; рис. 1, 4), а к диплоидным видам *L. edulis* и *L. regeliana* — по анатомическому строению листа (рис. 2).

Наибольшее сходство исследованных видов подсекции *Caeruleae* обнаружено при анализе морфологических признаков листа, цветка и плода (рис. 1). При рассмотрении анатомических признаков листа все виды можно объединить в две большие группы, соответствующие уровням плоидности, — диплоидов и тетраплоидов (рис. 2). Анализ изменчивости состава фенольных соединений плодов и запасных белков семян позволил выявить специфические различия некоторых видов и сгруппировать близкородственные таксоны (рис. 3, 4).

У большого числа видов географические расы с разным уровнем плоидности имеют существенные морфофизиологические различия, позволяющие квалифицировать эти расы как самостоятельные виды (Löve, 1954). Характер взаимного расположения изученных нами таксонов при анализе как групп признаков, так и всего их комплекса свидетельствует о преобладании отношений сходства над различиями у представителей подсекции *Caeruleae*. Однако наличие у исследованных видов двух уровней плоидности, эколого-географическая изоляция диплоидов как друг от друга, так и от тетраплоидных видов, их обособленное положение в пространстве признаков, определенное в настоящем исследовании, а также отсутствие жизнеспособных гибридов при скрещивании видов голубых жимолостей разного уровня плоидности (Ретина, 1982) позволяют считать самостоятельными эндемичные виды *L. iliensis*, *L. edulis* (диплоидная раса) и *L. regeliana*.

Тетраплоидные виды являются викарирующими по отношению друг к другу, легко скрещиваются и дают плодовитое потомство (Ретина, 1982; Плеханова, 1987), в природных условиях на стыках ареалов образуют ряд переходных форм. В настоящем исследовании установлено, что они близки по многим признакам и практически образуют непрерывный ряд. Поэтому мы поддерживаем неоднократно высказанное мнение о необходимости объединения *L. pallasii, L. emphyllocalyx, L. kamtschatica, L. turczaninowii, L. edulis* (тетраплоидная раса), *L. altaica, L. stenantha, L. villosa* в один полиморфный вид *L. caerulea* s. l. В то же время огромный ареал этого сборного вида и многообразие признаков входящих в него популяций вызывают необходимость разработки внутривидовой классификации.

По взаимному положению *L. turczaninowii* и *L. edulis* (тетраплоидная раса) в пространстве признаков в настоящем исследовании установлено их сходство, близкое к идентичности. В результате подтверждается высказанное ранее мнение большого знатока дальневосточной флоры Д. П. Воробьева, который при характеристике жимолости съедобной и жимолости Турчанинова из Приморья отметил, что эти виды «почти неразличимы и дают целый ряд переходов».

Выводы

1. У ранее признанных видов подсекции *Caeruleae* — *L. kamtschatica, L. emphyllocalyx, L. edulis, L. turczaninowii, L. stenantha, L. iliensis, L. caerulea, L. regeliana, L. villosa, L. pallasii*, исследованных методом многомерного факторного анализа, элементы сходства морфологических, анатомических и биохимических признаков преобладают над элементами различий. Диплоидные виды (географические расы) *L. iliensis, L. edulis, L. regeliana* как географически, так и в пространстве признаков обособлены друг от друга и от тетраплоидных видов. Характер изменчивости признаков позволяет полагать, что подсекция *Caeruleae* в Евразии и Северной Америке представлена тетраплоидным циркумголарктическим полиморфным видом *L. caerulea* и 3 диплоидными эндемичными видами — *L. iliensis, L. edulis, L. regeliana.*

2. Необходима детальная разработка внутривидовой систематики тетраплоидного полиморфного вида *L. caerulea* s. l., так как характер трансгрессий, выявленных в результате настоящего исследования, свидетельствует о его неоднородности. Выделяемые некоторыми систематиками тетраплоидные виды с учетом всего разнообразия исследованных признаков образуют практически непрерывный ряд, в котором отражено усиление признаков ксероморфности: *L. villosa* → *L. emphyllocalyx* → *L. pallasii* → *L. kamtschatica* → *L. turczaninowii* → → *L. caerulea* → *L. altaica* → *L. stenantha*. Относительно обособлены в группе тетраплоидов виды *L. kamtschatica, L. altaica* и *L. stenantha.*

3. Вид *L. edulis* неоднороден на протяжении своего известного ареала. Его забайкальская диплоидная раса по всем исследованным признакам резко отличается от дальневосточной тетраплоидной расы. Последняя имеет настолько большое сходство с видом *L. turczaninowii*, что представляется возможным их объединение в один таксон.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авена М. А. Изучение систематического положения некоторых видов рода Жимолость (*Lonicera* L.) с применением математических методов и вычислительной техники: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1967. 16 с.

Авена М. А., Циновскис Р. О. О самостоятельности *L. baltica* Pojark. // Ботанические сады Прибалтики. Рига, 1971. С. 71—78.

Бочкарникова Н. М. Новый вид жимолости // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1975. Т. 54. С. 41—45.

Бочкарникова Н. М. *Lonicera emphyllocalyx* Maxim. — новый для флоры СССР вид жимолости // Бюл. ВИР. 1979. Вып. 96. С. 46—48.

Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система. М.—Л., 1931. 36 с.

Ворошилов В. Н. Этапно-хорологический анализ жимолости *Lonicera* L. (*Caprifoliaceae*) из подсекции *Caeruleae* Rehd. секции *Isika* (Adans) Rehd. // Бюл. МОИП Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 89—94.

Зайцев Г. Н. Интродукция жимолости в Ленинград // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. 1962. Вып. 8. С. 184—275.

Иберла К. Факторный анализ. М., 1980. 398 с.

Куклина А. Г. Популяционная изменчивость жимолости голубой в Сибири // Бюл. ГБС. 1985. Вып. 136. С. 51—56.

Лоули Д. Д., Максвелл А. Э. Факторный анализ как статистический метод. М., 1967. 144 с.

Недолужко В. А. Систематический и географический обзор жимолостей северо-востока Евразии // Комаровские чтения. Владивосток, 1986. Вып. 33. С. 54—109.

Недолужко В. А. Жимолостевые *Caprifoliaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С. 277—301.

Окунь Я. Факторный анализ. М., 1974. 202 с.

Плеханова М. Н. Особенности биологии различных географических групп жимолости алтайской // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1986. Т. 106. С. 79—84.

Плеханова М. Н. Возможности и перспективы гибридизации синей жимолости // Селекция и сортоизучение ягодных культур. Мичуринск, 1987. С. 162—167.

Плеханова М. Н. Изменчивость *Lonicera kamtschatica* (Sevast.) Pojark. бассейна реки Камчатки // Бюл. ВИР. 1989. Вып. 194. С. 45—49.

Плеханова М. Н. Изменчивость морфологических признаков цветка видов жимолости подсекции *Caeruleae* Rehd. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1990. Т. 131. С. 71—81.

Плеханова М. Н., Гаврилюк И. П., Зайцева Л. Н. Изучение таксономического положения видов синей жимолости по запасным белкам семян // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1989. Т. 123. С. 124—133.

Плеханова М. Н., Соколова Е. А. Морфолого-анатомическая характеристика листа жимолости подсекции *Caeruleae* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1992. Т. 146. С. 97—109.

Плеханова М. Н., Соловьева Л. В., Мочалова О. В. Числа хромосом и ареал *Lonicera* subsect. *Caeruleae* (*Caprifoliaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 1—12.

Плеханова М. Н., Стрельцина С. А., Ростова Н. С. Фенольные соединения плодов видов *Lonicera* L. из подсекции *Caeruleae* // Раст. ресурсы. 1993. Т. 56. № 2. С. 16—25.

Пояркова А. И. Жимолость — *Lonicera L.* // Флора СССР. М.—Л., 1958. Т. 23. С. 453—625.

Регель Э. Л. Русская дендрология. СПб., 1873. Вып. 3. С. 123—224.

Ретина Т. А. Изучение биологии голубых жимолостей (вопросы сезонного развития, биологии цветения, кариологии, гибридизации): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 22 с.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л., 1946. 249 с.

Ростова Н. С., Колодяжный С. Ф. Изучение изменчивости земляники *Fragaria vesca* методом факторного анализа // Генетика и селекция количественных признаков. Киев, 1976. С. 166—179.

Рябова Н. В. Жимолость. М., 1980. 160 с.

Список станций и постов гидрометеорологической сети Главного управления гидрометслужбы при Совете Министров СССР. Л., 1959. 588 с.

Browich K. Caprifoliaceae. Flora Europaea Notulae systematicae ad Floram Europaeum spectantes. N 15 // J. Linn. soc. London. 1974. Vol. 68. N 4. P. 278—279.

Fernald M. L. The American representatives of *Lonicera caerulea* // Rhodora. 1925. Vol. 27. N 313. P. 1—11.

Hulten E. Circumpolar plants. II // Kge. Svenska Vet.-Acad. Hande. Ser. 4. Stockholm, 1971. Bd 13.

Hsu Ping-sheng, Wang Han-jin. Lonicera L. // Flora reipublicae popularis sinacae. 1. 72. Peiking, 1988. P. 153—259.

Kirillow P. Die Loniceren des Russischen Reiches geschichteich und kritisch behandelt. Dorpat. 1849. 72 p.

Löve A. The taxonomical evaluation of types with different chromosome numbers // Proc. 7-th Int. bot. congr. Stockholm, 1954. P. 283—284.

Nakai T. A new classification of the genus *Lonicera* in the Japanese empire together with the diagnoses of new species and new varieties // J. Japan. Bot. 1938. Vol. 14. N 6. P. 359—376.

Philip's Concise Atlas of the World. London, 1987. 127 p.

Rehder A. Synopsis of the genus *Lonicera* // Miss. Bot. Gard. Ann. Rep. 1903. Vol. 14. P. 27—232.

Skvortsov A. K. Blue Honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*) of Eurasia: distribution, taxonomy, chromosome numbers, domestication // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. 1986. Vol. 27. N 2. P. 95—105.

Torrey J., Gray A. Flora of North America. Vol. 2. 2 ed. // N. Y.—London, 1969. 412 p.

Turczaninow N. Flora Baicalensi — Dahurica. Mosquae, 1845. Vol. 1. 620 p.

Всероссийский научно-исследовательский
институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова

Биологический научно-исследовательский
институт СПбГУ
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1993

SUMMARY

Variation in *Lonicera* L. species belonging to the subsect. *Caeruleae* Rehd., sect. *Isica* (Adans) Rehd. (*L. kamtschatica* (Sevast.) Pojark., *L. emphyllocalyx* Maxim., *L. pallasii* Lebed., *L. edulis* Turcz. ex Freyn, *L. turczaninowii* Pojark., *L. altaica* Pall. ex DC., *L. stenantha* Pojark., *L. iliensis* Pojark., *L. caeruleae* L., *L. regeliana* Boczkar., *L. villosa* (Michx.) Muhl.) was studied applying the method of principal components. It was discovered that the elements of similarity in morphological, anatomical and biochemical characters of the abovementioned species dominate over the differences. The nature of characters' variation allows us to suppose that the subsect. *Caeruleae* is represented by a tetraploid circumholarctic polymorphic species *L. caerulea* and diploid endemic species *L. iliensis, L. edulis, L. regeliana*. The nature of transgressions observed in course of the analysis indicates to the non-uniformity of the subsect. *Caeruleae* and to the necessity of developing the intraspecific taxonomy of *L. caerulea.* A proposal to unite tetraploid race *L. edulis* and the species *L. turczaninowii* in one taxon is put forward.

УДК 581.9(571.56)
© 1994

Т. М. Заславская, В. В. Петровский

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОС. ЧЕРСКИЙ (СЕВЕРНАЯ ЯКУТИЯ)

T. M. ZASLAVSKAYA, V. V. PETROVSKY. THE VASCULAR FLORA FROM THE VICINITIES OF THE CZERSKY SETTLEMENT (NORTHERN YAKUTIA)

Приведен аннотированный список 304 видов сосудистых растений, встречающихся в окр. пос. Черский. Анализируются особенности состава локальной флоры, отмечаются флористические раритеты, обсуждается ценотическая роль отдельных групп видов.

Проводя ботанико-географические исследования в районе нижнего течения и дельты р. Колымы, авторы имели возможность достаточно полно выявить флору сосудистых растений в окр. пос. Черский, где в 1973—1976 гг. базировались полевые отряды Полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Основные работы по инвентаризации флоры и сбору гербарных коллекций были проведены в летние сезоны 1975—1976 гг. Дополнительные материалы были собраны во время кратковременных посещений района в 1977—1978 гг. В соответствии с тематическим планом первые публикации по результатам работ относились к флорам тундровых и лесотундровых территорий (Петровский, Королева, 1979; Петровский, Заславская, 1981; Заславская, 1982). В настоящее время, когда обобщены и частично опубликованы многие данные о флорах северотаежных территорий в Якутии и на Чукотке, авторы сочли целесообразным опубликовать имеющиеся материалы о флоре окр. пос. Черский — административного центра и крупного морского порта на севере Якутии (включая пос. Зеленый мыс).

Природные условия района кратко охарактеризованы в одной из наших предыдущих публикаций (Петровский, Королева, 1979) и в работе Ю. П. Кожевникова (1981). В указанной статье Кожевникова довольно полно отражено также разнообразие типов растительности в непосредственной близости от поселка и упоминается около 125 видов из 241 вида сосудистых растений, выявленных им в 1977 г. В числе упомянутых в этой работе таксонов есть виды, не отмечавшиеся нами на этой территории при обследовании флоры: *Salix reticulata, Aconitum productum, Eritrichium sericeum, Aster sibiricus.*

Таким образом, в настоящее время в окр. пос. Черский зафиксировано 304 вида сосудистых растений. Далее приведены краткие данные о характере произрастания каждого вида на этой территории. В списке семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — в алфавитном порядке. Названия видов даны в соответствии с «Арктической флорой СССР» (1979—1987), «Обзором географического распространения...» Б. А. Юрцева с соавт. (1979) и сводкой С. К. Черепанова «Сосудистые растения СССР» (1981).

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Rupr. — обычно; на аллювиях, у водотоков, в сырых лиственничниках.

E. fluviatile L. — обычно; по краям озерков в пойме.

E. scirpoides Michx. — нередко; у водотоков и в полосах стока.

E. variegatum Schleich.; — редко; на речных аллювиях.

Lycopodium pungens (Desv.) La Pyl. — очень редко; в лиственничниках.

Selaginella sibirica (Milde) Hieron — нечасто; на щебнистых склонах, на каменистых береговых обнажениях.

Larix cajanderi Mayr — обычно; повсеместно, кроме поймы реки. Образует редкостойные леса на больших площадях.

Pinus pumila (Pall.) Regel — нечасто; на дренированных склонах и сухих гребнях.

Sparganium hyperboreum Laest. — нередко; в воде старичных озер.

S. minimum Wallr. — нечасто; в воде озерков.

Potamogeton perfoliatus L. — нередко; на мелководьях реки и в озерках поймы.

P. tenuifolius Raf. — нередко; на мелководьях проток, заводей и в старичных озерах.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — обычно; на сухих склонах, береговых обнажениях.

H. pauciflora R. Br. — нечасто; в сырых депрессиях пойм.

H. glabra Trin. subsp. *sibirica* (Tzvel.) Tzvel. — редко; на песчаных береговых террасах.

Alopecurus aequalis Sobol. — редко; на сырых аллювиях, у дорог.

A. alpinus Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. — нередко; в сырых низинах пойменных террас, на береговых обнажениях.

A. glaucus Less. — нечасто; в пойменных лугах, в зарастающих термокарстовых впадинах.

Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal. — обычно; на склонах, береговых обнажениях, песчаных гривах, у дорог и жилищ.

Agrostis anadyrensis Socz. — редко; на аллювиях реки.

A. vinealis Scherb. subsp. *kudoi* (Honda) Tzvel. — редко; на сухих теплых склонах.

Calamagrostis langsdorffii (Link.) Trin. — часто; на гривах поймы, на берегах водотоков и аллювиях.

C. lapponica (Wahl.) C. Hartm. — нередко; на береговых обрывах, в сухих лиственничниках.

C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., C. A. Mey. et Scherb. — обычно; в кустарниковых группировках поймы, в лиственничниках, на перегибах террас.

C. purpurascens R. Br. — нечасто; на сухих южных склонах, обнажениях коренного берега.

C. purpurea (Trin.)Trin. — нередко; вокруг пойменных озерков, стариц, у водотоков.

Deschampsia obensis Roshev. — нечасто; на песчаных аллювиях.

D. sukatschewii (Popl.) Roshev. — обычно; на сырых аллювиях.

Trisetum molle Kunth — обычно; на южных склонах, в сухих лиственничниках.

T. sibiricum Rupr. subsp. *litorale* Rupr. — нередко; на береговых склонах, на песчаных гривах поймы.

T. spicatum (L.) Right. — редко; на обнажениях коренного берега.

Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. — нередко; на аллювиях реки, в поселках.

Koeleria asiatica Domin — нередко; на сухих южных склонах, песчаных гривах.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. — обычно; на аллювиях реки и ручьев.

P. alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky — нередко; на сырых аллювиях.

P. arctica R. Br. — обычно; в сырых поймах, на аллювиях у водотоков и водоемов.

P. filiculmis Roshev. — нечасто; на щебнистых склонах, у скал.

P. glauca Vahl — нередко; на щебнистых склонах, у скал.

P. palustris L. — нередко; на пойменных террасах, песчаных гривах.

P. pratensis L. — обычно; на песчаных аллювиях и береговых склонах.

P. stepposa (Kryl.) Roshev. — нередко; на сухих южных склонах, на скалах.

Dupontia fisheri R. Br. — нередко; в сырых депрессиях поймы, на влажных аллювиях.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. — обычно; обильно по краям пойменных озерков, стариц, в депрессиях поймы.

Puccinellia borealis Swall. — редко; на высоких береговых террасах, в поселках.

P. hauptiana (V. Krecz.) Kitagawa — нередко; в поселках, у дорог.

P. sibirica Holmb. — редко; на аллювиях реки.

Festuca altaica Trin. — обычно; в лиственничниках, среди кустарников поймы, на береговых склонах и террасах.

F. auriculata Drob. — обычно; на щебнистых склонах и вершинах.

F. brachyphylla Schult. et Schult. f. — нередко; в лиственничниках, по бортам речных долин, на скалистых обнажениях берега.

F. kolymensis Drob. — нередко; на сухих южных склонах.

F. rubra L. — обычно; на влажных аллювиях, на песчаных гривах поймы.

Bromus pumpellianus Scribn. — обычно; на береговых склонах и песчаных гривах поймы.

Elytrigia jacutorum (Nevski) Nevski — редко; на сухих береговых склонах, на скалах.

Roegneria confusa (Roshev.) Nevski — редко; на береговых террасах и склонах.

R. jacutensis (Drob.) Nevski — редко; среди пойменных кустарников, на аллювиях.

R. macroura (Turcz.) Nevski — нередко; на береговых террасах и склонах, на аллювиях.

R. villosa V. Vassil. — редко; на скалах береговых обнажений.

Hordeum jubatum L. — нередко; местами обильно в поселках, у дорог, в карьерах.

Eriophorum gracile Koch — редко; в сырых депрессиях поймы, у озерков-стариц.

E. medium Anderss. — редко; у водотоков.

E. polystachyon L. — обычно; обильно по краям водоемов и в сырых депрессиях поймы.

E. russeolum Fries — нередко; в сырых депрессиях поймы.

E. scheuchzeri Hoppe — нередко; на сырых аллювиях, у дорог.

E. vaginatum L. — обычно; в сырых лиственничниках, доминирует в кочкарных кустарничковых тундрах на пойменных террасах.

Eleocharis acicularis L. — редко; на сырых аллювиях.

E. palustris (L.) Roem. et Schult. — редко; на сырых аллювиях.

Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kük. — нередко; в долинах ручьев, у водотоков в лиственничниках.

C. bonanzensis Britt. — редко; в долинах ручьев, на аллювиях реки.

C. capitata L. — нередко; на сухих террасах и склонах.

C. cespitosa L. — нередко; на высоких речных террасах, у озер.

C. chordorrhiza Ehrh. — обычно; в сырых депрессиях поймы.

C. concolor R. Br. (=*C. stans* Drej.) — обычно; в сырых депрессиях, по краям озерков и стариц, на аллювиях.

C. curta Good. — редко; по краям озерков, в сырых депрессиях среди редколесий.

C. diandra Schrank. — редко; в сырых депрессиях поймы, у озерков и стариц.

C. globularis L. — обычно; в лиственничниках на склонах и террасах.

C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. — редко; в сырых депрессиях.

C. limosa L. — нечасто; в сырых депрессиях поймы.

C. lugens H. T. Holm — обычно; доминирует в кочкарных тундрах на террасах и пологих склонах.

C. norvegica Retz. — редко; на аллювиях реки, на террасах, в долинах ручьев.

C. obtusata Liljebl. — очень редко; на сухих южных склонах, у скал.

C. pallida C. A. Mey. — нечасто; в кустарниках и лиственничниках на террасах и склонах.

C. pediformis C. A. Mey. — нечасто; на сухих южных склонах.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith — обычно; в сырых депрессиях поймы.

C. rostrata Stokes — нередко; по краям стариц и озерков.

C. rupestris Bell. ex All. — нечасто; на сухих щебнистых склонах и вершинах.

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela — нечасто; на сырых аллювиях, по краям термокарстовых озерков.

C. scirpoidea Michx. — редко; на влажных склонах на выходах эффузивных пород нейтрального состава.

C. spaniocarpa Steud. — очень редко; на сухих южных склонах.

C. tenuiflora Wahlenb. — редко; в сырых депрессиях в лиственничниках, у термокарстовых озерков.

C. vaginata Tausch. subsp. *quasivaginata* (Clarke) Malysch. — обычно; в лиственничниках, кустарниковых тундрах, у водотоков.

Lemna trisulca L. — нечасто; в воде озерков, стариц, канав.

Juncus arcticus Willd. — редко; на сырых аллювиях.

J. brachyspathus Maxim. — нечасто; на сырых аллювиях.

Luzula confusa Lindm. — обычно; на щебнистых склонах и вершинах.

L. multiflora (Retz.) Lej. subsp. *kjellmanniana* Tolm. — обычно; на опушках, береговых склонах, у дорог.

L. nivalis (Laest.) Spreng. — нечасто; у водотоков, на сырых аллювиях.

L. rufescens Fisch. — нечасто; на береговых склонах, террасах, в лиственничниках и кустарниках.

Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray — редко; в сухих лиственничниках на южных склонах.

Allium schoenoprasum L. — нечасто; на аллювиях реки.

A. strictum Schrad. — редко; на сухих южных склонах, у скал.

Veratrum oxysepalum Turcz. — редко; у водотоков, в ложбинах стока.

Iris setosa Pall. ex Link. — очень редко; на аллювиях реки.

Salix alaxensis Covil. — нередко; на береговых склонах.

S. anadyrensis Flod. — нечасто; в лиственничниках, на террасах.

S. bebbiana Sarg. — нечасто; в лиственничниках на южных склонах.

S. boganidensis Trautv. — обычно; доминирует в кустарниковых сообществах поймы, часто — в лиственничниках и на береговых склонах.

S. fuscescens Anderss. — нередко; в сырых депрессиях.

S. glauca L. — обычно; в лиственничниках, на береговых склонах и террасах, на гривах поймы.

S. hastata L. — обычно; у водотоков, на аллювиях, на береговых склонах.

S. krylovii E. Wolf — обычно; в долинах ручьев, ложбинах стока, у подножий склонов.

S. lanata L. subsp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvortz. — нередко; на береговых склонах, террасах, гривах поймы.

S. myrtilloides L. — обычно; в кустарниковых тундрах, на валиках и гривах поймы.

S. phlebophylla Anderss. — редко; на щебнистых склонах, террасах и вершинах.

S. pseudopentandra (Flod.) Flod. — нередко; среди пойменных кустарников.

S. pulchra Cham. — обычно; доминирует в кустарниковых сообществах поймы, обычен в кочкарных тундрах.

S. saxatilis Turcz. ex Ledeb. — нередко; на сухих гривах поймы, на береговых склонах.

S. schwerinii E. Wolf — обычно; доминирует в кустарниковых сообществах поймы, на аллювиях.

S. sphenophylla A. Skvortz. — нечасто; на щебнистых склонах и сухих террасах.

S. udensis Trautv. et C. A. Mey. — нередко; в сообществах поймы, на аллювиях, на береговых склонах.

Betula exilis Sukacz. — обычно; доминирует в кустарниковых тундрах поймы, обычен на террасах, в лиственничниках.

B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil. — редко; на теплых южных склонах.

B. middendorffii Trautv. et C. A. Mey. — нередко; в лиственничниках, на южных склонах и террасах.

Alnus fruticosa Rupr. — обычно; в пойме, на склонах и террасах, в лиственничниках у водотоков.

Urtica angustifolia Fisch. — очень редко; на речных террасах и береговых склонах.

Rumex aquaticus L. subsp. *protractus* Rech. f. — нечасто; на аллювиях реки, в канавах у дорог.

R. sibiricus Hult. — нередко; на аллювиях реки.

Polygonum aviculare L. — нечасто; в поселках, у дорог и жилищ.

P. humifusum Pall. — нечасто; на аллювиях, у дорог.

P. tripterocarpum A. Gray — обычно; почти повсеместно — от пойм до вершин гребней и сопок.

P. viviparum L. — обычно; на аллювиях, береговых склонах, у водотоков.

Chenopodium karoi (Murr) Aellen — редко; на аллювиях, у жилищ, сорничает у поселка.

Monolepis asiatica Fisch. — редко; на береговых откосах, в поселках — у дорог и жилищ.

Stellaria ciliatosepala Trautv. — обычно; в поймах, на аллювиях, у водотоков, в лиственничниках.

S. crassifolia Ehrh. — нередко; на сырых аллювиях, у придорожных канав.

S. monantha Hult. — редко; на береговых склонах, на аллювиях ручьев и речек.

S. palustris Retz. — нередко; в сырых депрессиях поймы.

S. peduncularis Bunge — нередко; в сухих лиственничниках, на теплых склонах.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. s. str. — нечасто; на береговых склонах, в долинах ручьев.

C. jenissejense Hult. — нередко; на аллювиях ручьев и рек.

C. maximum L. — нередко; на береговых склонах.

Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf. — нечасто; на склонах, перегибах террас, на береговых обнажениях.

M. obtusiloba (Rydb.) Hause — нечасто; на щебнистых склонах и вершинах.

M. rubella (Wahlenb.) Hiern. — нечасто; на аллювиях, береговых обрывах, щебнистых склонах.

Arenaria tschuktschorum Regel — нечасто; на щебнистых склонах, в сухих лиственничниках.

Moehringia lateriflora (L.) Fenzl — обычно; у водотоков, в зарослях кустарников, в лиственничниках.

Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeil — нередко; на речных аллювиях.

Silene repens Patr. — редко; на теплых склонах, у скал.

Lychnis sibirica L. subsp. *samojedorum* Sambuk — редко; на теплых южных склонах, у скал.

Gastrolychnis affinis (J. Vahl) Tolm. et Kozhancz. — редко; на аллювиях, береговых склонах.

G. angustiflora Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhancz. — редко; на южных склонах и высоких террасах.

Dianthus repens Willd. — нечасто; на южных склонах и вершинах.

Caltha arctica R. Br. — обычно; на аллювиях по берегам стариц и проток.

C. palustris L. — редко; в воде озерков и в канавах.

Aconitum productum Reichenb. — редко; на южных склонах, опушках редколесий.

Anemone sibirica L. — нередко; на склонах и террасах коренного берега, на вершинах гряд и сопок.

A. sylvestris L. subsp. *ochotensis* (Fisch. ex G. Pritz.) Petrovsky — редко; в сухих лиственничниках.

Pulsatilla multifida (G. Pritz.) Juz. — редко; на южных склонах.

Batrachium aquatile (L.) Dumort. — редко; в озерках поймы.

B. circinatum (Sibth.) Spach — редко; на сырых аллювиях, по берегам водоемов.

B. trichophyllum (Chaix) Bosch — обычно; в воде озерков и стариц.

Ranunculus affinis R. Br. — редко; на южных склонах, у скал, на береговых валах.

R. gmelinii DC. — нередко; по берегам водоемов, на сырых аллювиях.

R. jacuticus Ovcz. — нечасто; на аллювиях реки, в зарослях кустарников на террасах.

R. lapponicus L. — нередко; в сырых лиственничниках и сырых низинах на террасах.

R. pallasii Schlecht. — нередко; в озерках поймы.

R. repens L. — нечасто; на аллювиях реки.

R. reptans L. — нередко; на сырых аллювиях, в канавах и термокарстовых впадинах.

Thalictrum foetidum L. — редко; в сухих лиственничниках, на щебнистых южных склонах.

Papaver lapponicum (Tolm.) Nordh. — редко; у водотоков, на береговых валах, на буграх.

Corydalis sibirica Pers. — редко; на береговых валах, у дорог, в карьерах.

Arabidopsis bursifolia (DC.) Botsch. — редко; на южных склонах.

Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz — нередко; у дорог, на сорных местах, возле жилищ.

Erysimum hieracifolium L. — редко; на южных склонах, у скал.

E. pallasii (Pursh) Fern. — редко; на щебнистых склонах, у скал.

Barbarea orthoceras Ledeb. — нечасто; на сырых аллювиях, у канав, в поселках.

Rorippa palustris (L.) Bess. — нечасто; у дорог, возле жилищ, на сорных местах.

R. barbareifolia (DC.) Kitagawa — редко; на аллювиях, в поселке.

Cardamine pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz — нечасто; в сырых депрессиях поймы, у водотоков.

Draba arctica J. Vahl — очень редко; на южных склонах, у скал.

D. cinerea Adams — редко; на сухих южных склонах.

D. hirta L. — редко; на береговых склонах и валах, у скал.

D. nivalis Liljebl. — редко; на щебнистых склонах и вершинах.

Sedum aizoon L. subsp. *kamtschaticum* (Fisch.) Hult. — редко; на склонах, на береговых обнажениях.

S. purpureum (L.) Schult. — очень редко; на береговых скалах.

Saxifraga cernua L. — нередко; в сырых кустарниках и лиственничниках, на аллювиях.

S. foliolosa R. Br. — нечасто; в сырых депрессиях поймы, у водотоков.

S. funstonii (Small) Fedde — нередко; на щебнистых склонах и вершинах.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. — редко; в тундрах и лиственничниках на горных склонах.

S. nelsoniana D. Don. — нередко; в сырых лиственничниках, среди кустарников, на аллювиях.

S. nivalis L. — редко; на южных склонах, у скал.

S. radiata Small — нечасто; в сырых лиственничниках, в пойменных кустарниках, у водоемов.

Chrysosplenium tetrandrum (Lund.) Th. Fries — редко; в сырых ложбинах, у скал.

Parnassia palustris L. — нередко; на аллювиях, береговых откосах, у водотоков.

Ribes triste Pall. — нечасто; на береговых склонах, гривах поймы.

Rubus arcticus L. — обычно; на склонах и высоких террасах, береговых валах.

R. chamaemorus L. — обычно; в сырых лиственничниках и в пойме, на заболоченных участках.

R. sachalinensis Levl. — редко; на щебнистых южных склонах.

Comarum palustre L. — обычно; в сырых низинах, по краям водоемов.

Potentilla arenosa (Turcz.) Juz. — нередко; на скалах, щебнистых и каменистых склонах.

P. crebridens Juz. — редко; на щебнистых склонах и вершинах.

P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. — редко; на щебнистых южных склонах.

P. nudicaulis Willd. — редко; на сухих южных склонах, у скал.

P. stipularis L. — редко; на аллювиях, береговых склонах.

P. uniflora Ledeb. — нечасто; на щебнистых склонах и вершинах.

Dryas punctata Juz. — обычно; в сухих лиственничниках, на щебнистых склонах и террасах.

D. incisa Juz. — нередко; на теплых южных склонах.

Sanguisorba officinalis L. — нередко; на аллювиях, береговых откосах, у скал.

Rosa acicularis Lindl. — нередко; на южных склонах, береговых валах, в сухих лиственничниках.

Astragalus alpinus L. — обычно; на аллювиях, теплых склонах, у скал.

A. norvegicus Grauer — редко; на аллювиях, береговых откосах, теплых склонах.

A. schelichovii Turcz. — нередко; на аллювиях.

A. tugarinovii Basil. — редко; на южных склонах и на сухих террасах.

Oxytropis czukotica Jurtz. — нередко; на щебнистых склонах и вершинах.

O. ochotensis Bunge — нечасто; на склонах и сухих террасах.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz. et Thell. s. l. — нередко; на аллювиях, береговых откосах, у скал.

Lathyrus pilosus Cham. — нечасто; на аллювиях и береговых откосах, среди пойменных кустарников.

Vicia macrantha Turcz. ex Jurtz. — нередко; на осыпях, сухих южных склонах.

Callitriche palustris L. — обычно; у канав, в сырых депрессиях.

Empetrum subholarcticum V. Vassil. — обычно; в лиственничниках, на сухих гривах и террасах.

Epilobium davuricum Fisch. ex Hornem. — редко; у водотоков, на аллювии.

E. palustre L. — нередко; в сырых депрессиях поймы, в канавах.

Chamerion angustifolium (L.) Scop. — обычно; на зарастающих гарях, сухих склонах и террасах, на песчаных гривах. Сорничает.

C. latifolium (L.) Th. Fries et Lange — нередко; на осыпях, сухих склонах и террасах, на песчаных гривах.

Myriophyllum spicatum L. — нечасто; в воде озерков и стариц.

M. verticillatum L. — нечасто; в озерках поймы.

Hippuris vulgaris L. — нередко; в озерках поймы.

Cicuta virosa L. — редко; на высоких террасах, в кустарниках, у озер.

Pyrola grandiflora Radius — обычно; в лиственничниках, в кустарничковых тундрах, на береговых откосах.

Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz. — нередко; в лиственничниках, на песчаных гривах и террасах.

Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. — обычно; обильно в лиственничниках и кустарниковых тундрах.

Cassiope tetragona (L.) D. Don — нечасто; у подножий северных склонов, в ложбинах, у скал.

Andromeda polifolia L. — обычно; в сырых депрессиях поймы, в сырых лиственничниках.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench — нередко; в сырых депрессиях поймы и заболоченных лиственничниках.

Arctous alpina (L.) Niedenzu — обычно; в сухих лиственничниках, на сухих террасах.

A. erythrocarpa Small — нередко; на склонах на выходах эффузивов нейтрального состава.

Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult. — обычно; доминирует в кустарниковых тундрах и лиственничниках на террасах и склонах.

V. uliginosum L. subsp. *microphyllum* Lange — обычно; доминирует в тундрах и лиственничниках, почти повсеместно.

Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr. — редко; в сырых депрессиях на террасах.

Androsace filiformis Retz. — нередко; иногда обильно на аллювиях реки.

A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult. — очень редко; на щебнистых вершинах.

A. septentrionalis L. — нечасто; на склонах и береговых валах.

Gentiana acuta Michx. — редко; на южных склонах, у дорог.

G. algida Pall. — редко; у водотоков, в полосах стока.

G. barbata Froel. — очень редко; на южных склонах, береговых откосах.

G. glauca Pall. — редко; в сырых ложбинах, у подножий северных склонов.

G. tenella Rottb. — нечасто; на аллювиях, береговых откосах, остепненных склонах.

Menyanthes trifoliata L. — нечасто; в сырых депрессиях поймы, у озер.

Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult. — нередко; в пойме реки в луговых сообществах, на аллювиях.

P. boreale Adams — нередко; на береговых откосах, песчаных гривах, южных склонах сопок.

Phlox sibirica L. — редко; на южных склонах, на береговых обрывах.

Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. — редко; на сухих южных склонах.

Myosotis asiatica (Vestergren) Schischk. et Serg. — нечасто; на южных склонах и береговых откосах.

Lappula echinata Gilib. — редко; у дорог, на береговых откосах.

Dracocephalum palmatum Steph. ex Willd. — редко; на щебнистых южных склонах.

Thymus oxyodontus Klok. — нередко; на южных склонах, в сухих лиственничниках, у скал.

Linaria acutiloba Fisch. — редко; на береговых валах, обрывах.

Veronica incana L. — редко; на сухих южных склонах.

Castilleja hyparctica Rebr. — редко; на береговых откосах, южных склонах.

C. rurba (Drob.) Rebr. — редко; на аллювиях.

Pedicularis labradorica Wirsing — обычно; в лиственничниках.

P. lapponica L. — обычно; в лиственничниках и кустарниковых тундрах.

P. sceptrum-carolinum L. — нечасто; на аллювиях, береговых откосах, в зарослях пойменных кустарников.

P. sudetica Willd. subsp. *gymnostachya* (Trautv.) Jurtz. et Petrovsky — обычно; на аллювиях, в зарослях пойменных кустарников.

P. villosa Ledeb. — нечасто; на сухих южных склонах.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. — нечасто; паразитирует на ольхе.

Utricularia macrorrhiza Le Conte — нередко; в озерках и канавах.

Plantago depressa Willd. — редко; у жилищ, вдоль дорог. Сорничает.

Galium boreale L. — обычно; на аллювиях, береговых откосах, песчаных гривах, у скал.

G. brandegei A. Gray — редко; в сырых депрессиях поймы, среди кустарников.

G. densiflorum Ledeb. — нечасто; на аллювиях, на береговых откосах, южных склонах.

Linnaea borealis L. — нечасто; в сухих лиственничниках и среди зарослей кустарников на террасах.

Adoxa moschatellina L. — нечасто; в сухих лиственничниках, у скал, на береговых обнажениях.

Valeriana capitata Pall. — нередко; на аллювиях, в лиственничниках, в зарослях кустарников.

Campanula rotundifolia L. — нечасто; на южных склонах, у скал.

Aster alpinus L. — редко; на сухих южных склонах.

A. sibiricus L. — редко; на аллювиях, песчаных гривах.

Erigeron acris L. — нечасто; на аллювиях, береговых валах.

Antennaria friesiana (Trautv.) Ekman — редко; в сухих лиственничниках, на южных склонах.

A. dioica (L.) Gaertn. — редко; в сухих лиственничниках.

Tripleurospermum hookeri Sch. Bip. — редко; на аллювиях.

T. inodorum (L.) Sch. Bip. — редко; у дорог, в поселках.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip. — редко; на береговых откосах, песчаных гривах.

T. boreale Fisch. ex DC. — редко; на аллювиях, южных склонах.

Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov — нередко; в сухих лиственничниках, на щебнистых склонах, высоких террасах, у скал.

A. borealis Pall. — редко; на галечниках, сухих террасах.

A. dracunculus L. — редко; на южных склонах, на береговых обрывах.

A. kruhsiana Bess. — редко; на южных склонах.

A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke — нечасто; на аллювиях.

A. tilesii Ledeb. — нередко; на аллювиях, береговых откосах, у водотоков.

Petasites frigidus (L.) Fries — обычно; в сырых низинах, влажных лиственничниках, на аллювиях.

P. sibiricus (J. F. Gmelin) Dingwall — редко; на аллювиях, террасах.

Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin — редко; на щебнистых южных склонах.

A. iljinii (Maquire) Iljin — редко; на южных склонах, в сухих лиственничниках.

Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. — редко; в кустарниковых тундрах низкой и высокой поймы.

S. congestus (R. Br.) DC. — нередко; в депрессиях поймы, у канав, в поселках, на сырых аллювиях.

S. resedifolius Less. — редко; в полосах стока на склонах.

S. tundricola Tolm. — редко; в сухих лиственничниках на склонах и террасах.

Lactuca sibirica (L.) Benth. — нередко; на аллювии, в пойменных кустарниках.

Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC. — нечасто; на береговых откосах, южных склонах.

T. lateritium Dahlst. — нечасто; на аллювиях, песчаных гривах.

T. longicorne Dahlst. — нередко; на террасах и береговых откосах.

T. macilentum Dahlst. — нечасто; на аллювиях, береговых откосах.

T. korjakorum Charkev. et Tzvel. — редко; на аллювиях.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz. — редко; на щебнистых склонах, в сухих лиственничниках.

На фоне имеющихся данных о локальных флорах (ЛФ) соседних территорий ЛФ окр. пос. Черский может быть отнесена к разряду достаточно богатых (по числу видов) флор. В близлежащих районах отмечены ЛФ, насчитывающие в своем составе от 135 до 294 видов (Петровский, Королева, 1979; Заславская, Сафронова, 1987; Заславская, Петровский, 1989; Петровский, Плиева, 1994). Основным фактором, определяющим относительное богатство ЛФ окр. пос. Черский, несомненно, является наличие крупной водной артерии (р. Колымы), несущей с юга более теплые водные массы и обогащающей долину и берега многими бореальными видами, не характерными для окрестных плакорных ландшафтов. Не менее важным фактором, увеличивающим видовое разнообразие ЛФ, может считаться и сравнительное многообразие экотопов в низменной и всхолмленной предгорной частях района, где нередко соседствуют озерно-болотные комплексы, заросли пойменных кустарников и остепненные группировки южных склонов. При относительно монотонном чередовании сообществ лесной, кустарниковой и болотно-травянистой формаций на большей части территории, где поселяется довольно ограниченное число видов, большую часть флоры составляют виды, тяготеющие к специфическим, небольшим по площади местообитаниям — глубоким ложбинам, песчаным косам, береговым обрывам, обнажениям коренных пород и т. д.

Почти половина состава локальной флоры — виды бореальные и арктобореальные (табл.1), причем значительно преобладают первые, что характерно для флор бореального типа в полосе северных редкостойных лесов. В составе бореальной фракции преобладают виды, характерные для речных аллювиев, и прибрежноводно-болотные. Значительную часть этой фракции составляют также виды, селящиеся на теплых южных склонах и скалистых обнажениях. Именно на такого рода местообитаниях отмечено большинство флористических раритетов этого района. В их числе прежде всего следует отметить *Festuca kolymensis, Elytrigia jacutorum, Carex spaniocarpa, Zigadenus sibiricus, Thalictrum foetidum, Arabidopsis bursifolia, Sedum purpureum, Potentilla nudicaulis, Gentiana acuta, Phlox sibirica, Veronica incana, Aster alpinus, Artemisia dracunculus.* Для многих из перечисленных выше таксонов местонахождения в окр. пос. Черский — самые северные из ныне известных. Ценозообразующая роль представителей бореальной фракции весьма существенна. Прежде всего это доминирующая в ландшафте *Larix cajanderi* и обильные на больших пространствах *Calamagrostis neglecta, C. langsdorffii, Poa pratensis, Eriophorum*

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов ЛФ «Черский» по географическим группам

Долготные группы	Фракции							Всего видов	
	бореальная		гипоарктическая		арктическая				
	широтные группы								
	бореальная	арктобореальная	гипоарктомонтанная	гипоарктическая	арктоальпийская	метаарктическая	арктическая	число	% от всей флоры
Циркумполярная	28	30	19	6	17	8	4	113	37.2
Восточносибирская	15	2	2	12	—	2	1	35	11.5
Восточносибирско-западноамериканская	3	5	3	7	3	2	1	24	7.9
Евразийская	17	3	1	2	—	—	1	24	7.9
Сибирско-американская	2	7	5	5	1	—	—	20	6.6
Евразийско-западноамериканская	—	7	5	2	4	—	1	19	6.2
Сибирско-западноамериканская	3	3	2	3	1	5	—	17	5.6
Восточносибирско-американская	6	3	1	5	—	1	—	16	5.3
Сибирская	6	—	1	2	3	1	2	15	4.9
Чукотская	1	—	—	6	—	1	—	8	2.6
Чукотско-западноамериканская	—	—	—	1	1	6	—	8	2.6
Чукотско-американская	1	—	—	—	1	—	1	3	1.0
Чукотско-американо-европейская	—	—	2	—	—	—	—	2	0.7
Всего видов:									
число	83	60	41	51	31	26	11	304	100.0
% от всей флоры	27.3	19.7	13.5	17.1	10.2	8.6	3.6		100.0

vaginatum, E. polystachyon, Carex chordorrhiza, C. globularis, Salix schwerinii, S. udensis, Betula exilis, Alnus fruticosa.

Почти треть флоры составляют виды гипоарктические и гипоарктомонтанные. Состав гипоарктической фракции очень слабо варьирует: как и во всех соседних локальных флорах, ее основу составляют эрикоидные кустарники и кустарнички, мелкокустарниковые ивы и мезофильные травы. Из них наиболее заметны и значимы в ландшафте *Equisetum arvense, Arctagrostis arundinacea, Arctophila fulva, Festuca altaica, Carex lugens, Polygonum tripterocarpum, Salix glauca, S. pulchra, S. boganidensis, S. krylovii, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Ledum decumbens, Andromeda polifolia, Arctous alpina, Pyrola grandiflora.*

Роль видов арктической фракции во флоре весьма скромна: кроме заметной малочисленности видов этой категории, значение их в растительном покрове крайне невелико, хотя отдельные таксоны местами выступают в качестве доминантных видов, например *Dryas incisa* и *D. punctata*, на сильно дренированных участках склонов и горных террас. Большинство арктических и арктоальпийских видов в очень небольшом обилии встречаются на скальных обнажениях, в затененных сырых расщелинах и ложбинах или на щебнистых склонах и безлесных вершинах сопок. Эти виды, составляющие несколько более 20 % от всего состава ЛФ, не вносят ничего специфического в ее облик, поскольку большая часть из них обычно отмечается и во флорах соседних территорий. Целый ряд таких видов зафиксирован здесь, очевидно на южном

ТАБЛИЦА 2

Ведущие семейства и роды ЛФ «Черский» и ближайших локальных флор

Семейства и роды	Локальные флоры									
	Черский		Курьинский кряж *		Петушки **		Билибино ***		Джангкы ****	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Poaceae	46	15.1	30	12.9	32	10.9	45	13.2	36	13.8
Cyperaceae	32	10.5	20	8.6	29	9.9	33	9.7	23	8.8
Asteraceae	30	9.9	20	8.6	27	9.2	32	9.4	21	8.1
Caryophyllaceae	19	6.3	15	6.4	20	6.8	23	6.7	14	5.4
Ranunculaceae	17	5.6	16	6.9	21	7.1	16	4.7	12	4.6
Salicaceae	17	5.6	11	4.7	15	5.1	21	6.2	16	6.2
Rosaceae	14	4.6	16	6.9	14	4.8	18	5.3	12	4.6
Brassicaceae	12	4.0	10	4.3	17	5.8	19	5.6	18	6.9
Fabaceae	9	3.0	(6)	—	9	3.1	(10)	—	13	5.0
Ericaceae	9	3.0	8	3.4	(8)	—	11	3.2	(8)	—
Scrophulariaceae	9	—	(6)	—	(6)	—	(10)	—	(8)	—
Saxifragaceae	(8)	—	10	4.3	10	3.4	16	4.7	10	3.8
Всего в 10 семействах	205	67.6	156	67.0	193	66.1	234	68.7	175	67.2
Carex	24		15		21		24		17	
Salix	17		10		15		19		15	
Poa	8		5		5		6		7	
Saxifraga	7		6		7		14		8	
Eriophorum	6		5		7		7		6	
Potentilla	6		6		6		8		5	
Artemisia	6		3		5		6		6	
Pedicularis	5		5		8		8		4	
Stellaria	5		4		6		7		5	
Taraxacum	5		2		3		5		3	
Всего в 10 родах	89	29.3	61	26.2	83	28.2	104	30.5	76	29.2

Примечание. В скобках приводится число видов семейств, не входящих в данной флоре в десятку ведущих семейств. Здесь и в табл. 3 приведены данные из работ: * Петровский, Плиева, 1994; ** Петровский, Королева, 1979; *** Заславская, Петровский, 1992; **** Петровский, 1992.

пределе своего распространения (например, *Trisetum sibiricum* subsp. *litorale*, *Deschampsia obensis*, *Dupontia fisheri*, *Poa alpigena* subsp. *colpodea*, *Puccinellia sibirica*, *P. borealis*, *Carex rariflora*, *Caltha arctica*). Сопоставление роли широтно-географических групп в ЛФ дает основание рассматривать ее как флору гипоарктического типа, в которой ни одна из фракций не включает в себя хотя бы 50 % видового состава ЛФ. Такое соотношение широтно-географических элементов характерно для северной полосы редкостойных лесов и редколесий в пределах Бореальной области. Флора окр. пос. Черский — пример флоры переходного типа, где при несомненном доминировании бореальных элементов достаточно широко представлены другие широтно-географические группы.

Таксономическая структура данной ЛФ также является хорошей иллюстрацией ее переходного характера, соответствующего пограничному положению территории флоры в полосе контакта редкостойных лиственничных лесов и кустарниковых тундровых формаций (табл. 2).

Состав и соотношение долготных групп в ЛФ отражают тесную историко-географическую связь с флорой соседней Чукотской провинции Арктической

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов по географическим группам в ЛФ «Черский» и ближайших локальных флорах

Географические группы	Локальные флоры									
	Черский		Курьинский кряж		Петушки		Джангкы		Билибино	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Долготные										
Циркумполярная	113	37.2	88	37.8	117	39.8	93	35.8	111	32.3
Восточносибирская	35	11.5	26	11.2	36	12.2	46	17.7	48	13.8
Восточносибирско-западноамериканская	24	7.9	21	9.0	30	10.2	18	6.9	35	10.3
Евразийская	24	7.9	17	7.3	11	3.7	28	10.8	17	5.0
Сибирско-американская	20	6.6	16	6.9	12	4.1	15	5.8	18	5.3
Евразийско-западноамериканская	19	6.2	14	6.0	22	7.5	19	7.3	18	5.3
Сибирско-западноамериканская	17	5.6	10	4.3	19	6.5	14	5.4	24	7.1
Восточносибирско-американская	16	5.3	11	4.7	14	4.8	11	4.2	14	4.1
Сибирская	15	4.9	12	5.1	10	3.4	16	6.1	15	4.4
Чукотско-охотская	8	2.6	9	3.9	8	2.7	—	—	12	3.5
Чукотско-западноамериканская	8	2.6	8	3.4	4	1.4	—	—	16	4.7
Чукотско-американская	3	1.0	1	0.4	1	0.3	—	—	4	1.2
Чукотско-американо-европейская	2	0.7	—	—	2	0.7	—	—	8	2.4
Всего видов во флорах	304	100.0	233	100.0	294	100.0	260	100.0	341	100.0
Широтные										
Бореальная	83	27.3	56	24.0	55	18.7	87	33.4	52	15.3
Арктобореальная	60	19.7	49	21.0	51	17.3	61	23.5	52	15.3
Гипоарктомонтанная	41	13.5	45	19.3	52	17.7	44	16.9	56	16.5
Гипоарктическая	52	17.1	36	15.5	33	11.6	35	13.5	45	13.2
Арктоальпийская	31	10.2	21	9.0	79	26.9	20	7.7	73	21.2
Метаарктическая	26	8.6	22	9.5	—	—	13	5.0	47	13.8
Арктическая	11	3.6	4	1.7	24	7.8	—	—	16	4.7
Всего видов во флорах	304	100.0	233	100.0	294	100.0	260	100.0	341	100.0

флористической области. Присутствие в ЛФ таких характерных для Чукотской провинции таксонов, как *Carex scirpoidea, Salix anadyrensis, S. phlebophylla, Arenaria tschuktschorum, Minuartia obtusiloba, Oxytropis czukotica, O. ochotensis, Androsace ochotensis, Arnica frigida, Senecio tundricola* subsp. *lindstroemii*, явно отличает данную флору от ЛФ Верхоянской провинции Бореальной области. В то же время все перечисленные выше таксоны весьма обычны в северной части Анюйской провинции Бореальной области (ср. Юрцев, 1974 : 41). При сопоставлении долготно-географических элементов в пяти флорах (табл. 3) выявлено большое сходство географической структуры ЛФ «Черский» и региональной флоры Курьинского кряжа, находящегося в пределах Анюйской флористической провинции, и весьма существенное отличие от структуры ЛФ «Джангкы» из Верхоянской провинции.

На основании вышеизложенного следует включить территорию ЛФ окр. пос. Черский в состав Анюйской провинции Бореальной флористической области.[1]

Нет сомнений, что в ближайших окр. пос. Черский еще остаются не учтенными инвентаризацией виды сосудистых растений, которые будут выявляться по мере изучения этой территории. Здесь можно ожидать нахождения по крайней мере еще 20—30 таксонов. В то же время интенсивное освоение земельных ресурсов возле поселка угрожает существованию малочисленных популяций видов, находящихся на северном пределе своего распространения. Наибольшему риску подвержены виды-реликты, сохранившиеся на остепненных участках южных склонов (*Veronica incana, Elytrigia jacutorum, Carex spaniocarpa, Potentilla nudicaulis, Phlox sibirica, Eritrichium sericeum, Artemisia dracunculus*), о чем более подробно мы уже писали (Заславская, Петровский, 1985). Сохранение этих видов — важная задача экологических служб и участников зеленого движения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Т. 7—10 / Под ред. А. И. Толмачева, Б. А. Юрцева. Л., 1979—1987.

Заславская (Королева) Т. М. Изучение флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) //Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 185—195.

Заславская Т. М., Петровский В. В. Редкие и эндемичные виды флоры Анюйского нагорья (Западная Чукотка) // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. С. 106—130.

Заславская Т. М., Петровский В. В. К флоре северных отрогов Анюйского хребта (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 168—183.

Заславская Т. М., Петровский В. В. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Билибино (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 11. С. 116—128.

Заславская Т. М., Сафронова И. Н. Флора окрестностей с. Островного в средней части бассейна р. Малый Анюй (Западная Чукотка) //Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1115—1126.

Кожевников Ю. П. Ботанико-экологические наблюдения на Колыме в районах среднего течения реки Березовки и поселка Черский //Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток, 1981. С. 99—117.

Петровский В. В. О флоре района нижнего течения р. Яны (Северная Якутия) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 77—86.

Петровский В. В., Заславская (Королева) Т. М. К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 662—673.

Петровский В. В., Королева Т. М. К флоре дельты р. Колымы // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 1. С. 19—31.

Петровский В. В., Плиева Т. В. О флоре Юкагирского плоскогорья (Западная Чукотка) // Бот. журн. 1994. Т.79. № 1. С. 25—33.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А. и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. Сообщ. 1,2 //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 5. С. 111—122; Вып. 6. С. 74 —83.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 VI 1993

---

[1] В работе Б. А. Юрцева с соавт. (1978) территория обсуждаемой флоры на картосхеме уже не включена в пределы Арктической флористической области.

SUMMARY

The local flora (particular-concrete flora sensu A. I. Tolmatchev) of the Chersky settlement vicinities in the mouth of the Kolyma river is a natural complex in which boreal species predominate and hypoarctic ones are also numerous. This local flora is essentially the intermediate type of floras, simultaneously containing elements from the Chukchi floristic province of the Arctic and from boreal floras of the Eastern Siberia; the latter are more numerous. Consequently, the territory of the local flora should be included in the Anyui province of the Boreal floristic region. The flora of the Chersky vicinities number 304 species of vascular plants, among them are many relic populations from specific habitats. These populations of rare species and their ecotopes require protection.

УДК 581.522.5 (—924.81) (23.0)
© 1994

Г. А. Корнюшенко, Л. В. Соловьева

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ГОРНО-ТУНДРОВЫХ ТРАВ

G. A. KORNYUSHENKO, L. V. SOLOVJOVA. THE ECOLOGICAL ANALYSIS OF PIGMENT CONTENTS IN THE LEAVES OF MOUNTAIN-TUNDRA HERBS

Изучено содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях 24 видов горно-тундровых трав Хибин. В пределах таксономических и экологических групп растений проведено сравнение разных пигментных характеристик, полученных путем расчета на единицы сырой ($M_{\text{сыр}}$), сухой ($M_{\text{сух}}$) массы и площади листа ($S_{\text{л}}$), как между собой, так и с величинами содержания воды и удельной поверхностной плотности листа (УППЛ). Показано, что у близкородственных видов независимо от экологии и ритмотипа содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ имеет сходные значения, а в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$ определяется экологическими условиями обитания растений. При сравнении же видов растений субнивальных и нивальных местообитаний (независимо от их таксономического родства) установлены различия по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$, до некоторой степени связанные с ареалом, но не обнаружено различий между этими группами видов по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$. Однако значительные различия по этой характеристике установлены между гемикриптофитами и хамефитами. В целом полученные данные приводят к выводу о том, что генотипическая и модификационная изменчивость пигментных характеристик у изученных трав имеет разную феноменологию. Показано, что у большинства видов наиболее типичной является обратная корреляция между содержанием воды в листе и содержанием хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$. Для ритмологических групп получены уравнения линейной регрессии, отражающие зависимость между площадью среднего для популяции взрослого листа и абсолютным содержанием в нем пигментов.

Высокогорная растительность Хибин представляет собой сочетание гольцовой и альпийской. Ранее (Корнюшенко, Соловьева, 1992) был выполнен экологический анализ содержания пигментов в листьях кустарников и кустарничков — доминантов горной тундры Хибин, представляющих собой гольцовый тип растительности (Сочава, Городков, 1956). Цель данной работы — проведение аналогичного анализа по содержанию пигментов в листьях травянистых многолетников, содоминантов и ассектаторов, представляющих в горной тундре альпийский тип растительности (Андреев, 1932; Корчагин, 1933), имеющий здесь второстепенное значение.

Работ по пигментам тундровых трав сравнительно немного и они имеют разную целевую направленность. В одних работах тундровые популяции трав сраниваются с альпийскими (Tieszen, 1970) или с бореальными (Горышина, Киселева, 1982; Попова и др., 1984; Корнюшенко, 1986), в других производится сопоставление видов горно-тундрового и лесного поясов Хибин (Лукьянова, 1988; Лукьянова и др., 1990). Данные сезонного хода изменения содержания пигментов (Герасименко и др., 1988) у растений о-ва Врангеля позволили выявить максимальные величины их накопления в листе, которые при расчете концентрации на единицу сырой массы листа, согласно В. Н. Любименко (1916), являются наследственными. Они характеризуют светолюбие видов и, следовательно, позволяют сравнивать между собой виды, сформировавшиеся в разных световых условиях (Любименко, 1916).

Большое теоретическое значение имеет установление тесной линейной связи между максимальным для видов содержанием хлорофилла в листе и максимальным потенциальным фотосинтезом. Впервые эта связь была выявлена у видов, произрастающих в аридных условиях (Слемнев, 1986), а затем подтверждена и для тундровых растений (Герасименко и др., 1989).

До сих пор, однако, остается неясно, чем определяется количественное разнообразие содержания пигментов в листьях тундровых растений, существующих в условиях лимитированного тепла, но не света (Иванов, 1928). Чтобы подойти к решению этой задачи, представляется целесообразным проследить за изменением содержания пигментов у видов, произрастающих в условиях экотопологически пестрого ландшафта. Горная тундра с ее чрезвычайным разнообразием условий местообитаний дает большие возможности для такого рода исследований.

Ввиду того что подавляющее большинство видов являются «пришельцами» разного по времени и месту происхождения (Тихомиров, 1963), прошедшими основные этапы эволюции за пределами тундры, необходимо было сравнить по содержанию пигментов не только виды разных таксонов, но и группы, различающиеся по ареалам, жизненным формам и ритмотипу. Такой подход — ключ к пониманию преадаптации.

Не только содержание пигментов как признак приспособительный к условиям фотосинтеза, но и все структурные элементы листа как органа ассимиляции скоординированы со средой. В задачу работы входило также определение характера и степени взаимосвязи между содержанием пигментов и элементами структуры листа.

Вопрос об информативной значимости пигментных характеристик листа до сих пор остается дискуссионным (Горышина, 1989), поэтому в нашей работе сопоставляются разные способы расчета пигментов — на массу (сырую и сухую) и на площадь.

Соотношение разных пигментных фракций имеет адаптивное значение (Попова и др., 1989). Мы поставили задачу определить степень взаимосвязи пигментных фракций между собой в составе разных экологических групп.

Для понимания стратегии адаптации концентрационные данные пигментных характеристик сопоставляются с данными содержания пигментов в целом листе.

Материал и методика

Изучено 24 вида, принадлежащих к следующим 12 семействам.

Poaceae

Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve
Deschampsia alpina (L.) Roem. et Schult.
Poa alpina L.

Cyperaceae

Carex bigelowii Torr. ex Schwein.

Juncaceae

Juncus trifidus L.

Polygonaceae

Oxyria digyna (L.) Hill
Polygonum viviparum L.

Caryophyllaceae

Cerastium alpinum L.
Silene acaulis (L.) Jacq.

Ranunculaceae

Trollius europaeus L.

Papaveraceae

Papaver lapponicum (A. Tolm.) Nordh.

Brassicaceae

Cardamine bellidifolia L.

Saxifragaceae

Saxifraga aizoides L.

S. cernua L.
S. oppositifolia L.
S. stellaris L.

Fabaceae

Oxytropis sordida (Wild.) Pers.

Scrophulariaceae

Bartsia alpina L.
Pedicularis lapponica L.
Veronica alpina L.

Asteraceae

Omalotheca supina (L.) DC.
Hieracium alpinum L.
Saussurea alpina (L.) DC.
Solidago lapponica With.

Материал был собран летом 1983 и 1984 гг. на северо-восточном склоне горы Вудъяврчорр в горно-тундровом поясе Хибин на высоте 400—800 м над ур. м. Изученные 24 вида трав — обычные для горной тундры виды, характеризующие в целом травянистую растительность Хибин в районе сбора материала.

Особенности сбора материала, его предподготовки и анализа были изложены ранее (Корнюшенко, 1989; Корнюшенко, Соловьева, 1992) и потому здесь не приводятся. Но следует еще раз подчеркнуть, что лишь максимальное значение содержания хлорофилла в единице сырой массы листа может характеризовать вид, так как является признаком наследственным (Любименко, 1916; Любименко, Бриллиант, 1924). В онтогенезе листа содержание хлорофилла имеет такие величины по окончании роста листа до начала его деградации (Любименко, 1916; Šesták, 1985). Поэтому из 6—12 последовательных определений, выполненных за 2 сезона, для экологического анализа использовались лишь максимальные величины, рассчитанные на единицу сырой массы листа, и соответствующие им концентрации в единицах сухой массы и площади листа. Ранее (Корнюшенко, 1989) была показана хорошая воспроизводимость данных по годам, для разных видов были рассчитаны доверительные интервалы. При этом максимальные величины отличались от средних не более чем на 15%.

Характеристика растений разных экологических групп

Характеристики видов растений разных экотопологических групп, а также пигментные и структурные характеристики среднего для популяции листа и значения его площади представлены в табл. 1.

Все исследованные виды — поликарпические многолетники. Однолетники для Заполярья не типичны (Тихомиров, 1963).

Раункиеровский признак — расположение почек возобновления по отношению к поверхности почвы — предваряет остальные в иерархии признаков, используемых в существующих классификациях жизненных форм Заполярья (Полозова, 1978; Похилько, 1987). Жизненные формы в системе Раункиера (Raunkiaer, 1934) представлены здесь главным образом гемикриптофитами или гемикриптофитами-геофитами, лишь 4 вида — хамефиты.

В существующих классификациях жизненных форм применительно к травянистым растениям в качестве ведущих признаков используются особенности строения подземных органов (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1922; Голубев, 1965), так как последние являются многолетними и обеспечивают удерживание особью территории, в то время как надземные органы периодически отмирают. Изученные виды отнесены к следующим группам: стержнекорневые-придаточнокорневые — 4 вида (все хамефиты), стержнекорневые — 3, рыхло- и плотнодерновинные — 4, короткокорневищные и кистекорневые — 7, длиннокорневищные и ползучие — 6 видов.

Следующим в иерархии признаков травянистых биоморф используется тип побега, т. е. характер расположения на нем листьев (Полозова, 1978; Похилько,

ТАБЛИЦА 1

Структурные и пигментные характеристики листа у растений разных экотопологических групп (для каждого вида приведены данные, соответствующие максимальному накоплению пигментов в единице сырой массы листа; выборка произведена из 6—12 определений)

Условия местообитания		Водный режим	Виды	Характеристики видов				Характеристики листа (среднего для локальной популяции)			
				фенорит-мотип	жизненная форма	подземные органы	географические элементы	элементы структуры листа			площадь, см^2
								H_2O, %	УППЛ$_{сух}$, г/дм^2	УППЛ$_{сыр}$, г/дм^2	
Сухие	вершинное плато	физическая сухость	*Saxifraga oppositifolia*	ВЗ	ХФ	СК-ПК	АА	70	1.4	4.7	0.14
			Juncus trifidus	ЛЗЗ	ГКФ	ПД	АА	69	1.3	4.0	—
	субнивальные	благоприятный водный режим	*Poa alpina*	ЛЗЗ	ГКФ	ПД	АА	69	0.66	2.1	—
			Bartsia alpina	ЛЗЗ	ГКФ	КК	АА	76	0.55	2.3	2.2
			Papaver lapponicum	ЛЗЗ	ГКФ	СК	Эндемик	80	0.55	2.7	1.0
			Pedicularis lapponica	ЛЗ	ГКФ	ДК	ГАМ	80	0.41	2.0	0.73
			Solidago lapponica	ЛЗ	ГКФ	КК	ГА	82	0.43	2.4	9.7
			Oxytropis sordida	ЛЗЗ	ГКФ	СК	А	80	0.39	2.0	0.25
Сырые	нивальные		*Silene acaulis*	ЛЗЗ	ХФ	СК	АА	85	0.51	3.3	0.07
			Cerastium alpinum	ЛЗЗ	ХФ	СК-ПК	АА	79	0.38	1.7	0.30
			Omalotheca supina	ЛЗ	ГКФ	КК	АА	84	0.25	1.6	0.43
			Oxyria digyna	ЛЗ	ГКФ	ДК	АА	90	0.36	3.5	6.9
			Veronica alpina	ЛЗ	ГКФ	ДК	АА	82	0.44	2.4	1.0
			Saussurea alpina	ЛЗ	ГКФ	ДК	АА	87	0.39	2.9	8.4
			Hieracium alpinum	ЛЗ	ГКФ	ДК	АА	86	0.35	2.4	4.6
			Cardamine bellidifolia	ЛЗЗ	ГКФ	СК	АА	83	0.40	2.4	0.22
			Deschampsia alpina	ЛЗЗ	ГКФ	РД	Б	74	0.68	2.6	—
			Trollius europaeus	ЛЗ	ГКФ	Кк	Б	79	0.46	2.2	24.4
			Carex bigelowii	ЛЗЗ	ГКФ-Г	Кк	А	68	0.65	2.0	3.5
			Polygonum viviparum	ЛЗЗ	ГКФ-Г	КК-Кл	АА	77	0.54	2.3	2.6
			Anthoxanthum alpinum	ЛЗ	ГКФ	РД	ГАА	73	0.49	1.8	—
	близ снежника	избыточное увлажнение	*Saxifraga cernua*	ЛЗ	ГКФ	ДК	АА	91	0.21	2.4	1.4
			S. stellaris	ЛЗ	ГКФ	КК	ГА	90	0.30	3.0	0.70
			S. aizoides	ЛЗЗ	ХФ	СК-ПК	АА	86	0.64	4.6	0.12

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Условия местообитания		Водный режим	Виды	Пигментные характеристики в расчете на единицы массы и площади листа											
				*M*сыр, мг/г				*M*сух, мг/г				*S*л, мг/дм^2			
				хлорофилл	ксантофиллы	каротин	каротиноиды	хлорофилл	ксантофиллы	каротин	каротиноиды	хлорофилл	ксантофиллы	каротин	каротиноиды
Сухие	вершинное плато	физическая сухость	*Saxifraga oppositifolia*	1.1	0.11	0.04	0.15	3.7	0.38	0.13	0.51	5.2	0.52	0.19	0.71
			Juncus trifidus	2.6	0.30	0.12	0.42	8.3	0.92	0.36	1.28	10.5	1.2	0.47	1.67
	субнивальные	благоприятный водный режим	*Poa alpina*	1.9	0.19	0.09	0.28	6.2	0.62	0.29	0.91	4.1	0.41	0.19	0.60
			Bartsia alpina	1.8	0.25	0.08	0.33	7.5	1.05	0.35	1.40	4.1	0.58	0.19	0.77
			Papaver lapponicum	1.9	0.18	0.06	0.24	9.4	0.91	0.27	1.18	5.2	0.50	0.15	0.65
			Pedicularis lapponica	1.9	0.22	0.06	0.28	9.4	1.10	0.29	1.39	3.9	0.45	0.12	0.57
			Solidago lapponica	2.0	0.26	0.10	0.36	11.2	1.46	0.56	2.0	4.8	0.63	0.24	0.87
			Oxytropis sordida	2.5	0.22	0.11	0.33	12.5	1.15	0.56	1.71	4.9	0.45	0.22	0.67
Сырые	нивальные		*Silene acaulis*	0.73	0.08	0.03	0.11	4.7	0.50	0.20	0.70	2.4	0.26	0.10	0.36
			Cerastium alpinum	1.2	0.19	0.06	0.25	5.6	0.85	0.30	1.15	2.1	0.32	0.12	0.44
			Omalotheca supina	1.2	0.15	0.05	0.20	7.5	0.96	0.32	1.28	1.9	0.24	0.08	0.32
			Oxyria digyna	1.3	0.12	0.04	0.16	12.5	1.17	0.39	1.55	4.5	0.42	0.14	0.60
			Veronica alpina	1.4	0.19	0.06	0.25	7.7	1.04	0.32	1.36	3.4	0.46	0.14	0.60
			Saussurea alpina	1.5	0.19	0.06	0.25	11.2	1.43	0.46	1.89	4.4	0.56	0.18	0.74
			Hieracium alpinum	1.5	0.17	0.07	0.24	10.3	1.2	0.48	1.68	3.6	0.42	0.17	0.59
			Cardamine bellidifolia	2.1	0.24	0.09	0.33	12.5	1.47	0.52	2.0	5.0	0.59	0.21	0.80
			Deschampsia alpina	2.3	0.27	0.07	0.34	8.9	1.04	0.28	1.32	6.1	0.71	0.19	0.90
			Trollius europaeus	2.3	0.27	0.07	0.34	10.9	1.26	0.35	1.61	5.0	0.58	0.15	0.74
			Carex bigelowii	2.3	0.35	0.13	0.48	7.1	1.10	0.39	1.49	4.6	0.71	0.26	0.97
			Polygonum viviparum	2.4	0.31	0.12	0.43	10.3	1.3	0.55	1.85	5.6	0.71	0.28	1.0
			Anthoxanthum alpinum	3.2	0.29	0.11	0.40	11.6	1.06	0.41	1.47	5.7	0.52	0.20	0.72
	близ снежника	избыточное увлажнение	*Saxifraga cernua*	0.72	0.11	0.03	0.14	8.1	1.28	0.39	1.7	1.7	0.27	0.08	0.35
			S. stellaris	0.93	0.12	0.04	0.16	9.3	1.20	0.37	1.57	2.8	0.36	0.11	0.47
			S. aizoides	1.0	0.11	0.04	0.15	7.2	0.83	0.26	1.1	4.6	0.53	0.17	0.70

Примечание. Феноритмотип: ВЗ — вечнозеленые, ЛЗ — летнезеленые, ЛЗЗ — летне-зимнезеленые. Жизненная форма: ГКФ — гемикриптофиты, ГКФ-Г — гемикриптофиты-геофиты, ХФ — хамефиты. Подземные органы: ДК — длиннокорневищные, КК — короткокорневищные, ПД — плотнодерновинные, РД — рыхлодерновинные, СК-ПК — стержнекорневые-придаточнокорневые, Кк — кистекорневые, КК-Кл — короткокорневищные-клубневые, СК — стержнекорневые. Географические элементы: АА — арктоальпийский, Б — бореальный, ГА — гипоарктический, ГАА — гипоарктоальпийский, ГАМ — гипоарктомонтанный. Элементы структуры листа: УППЛсух — удельная поверхностная плотность сухого листа, УППЛсыр — удельная поверхностная плотность сырого листа. Пигментные характеристики: *M*сыр — содержание пигментов в расчете на единицу сырой массы; *M*сух — содержание пигментов в расчете на единицу сухой массы; *S*л — содержание пигментов в расчете на единицу площади листа.

1987). По типу побега изученные виды разделены на три группы: безрозеточные — 7 видов, полурозеточные — 12 и розеточные[1] — 5 видов. Обращает на себя внимание тот факт, что подземные органы у изученных видов коррелируют с определенным типом побега: все стержнекорневые хамефиты имеют безрозеточный побег, стержнекорневые гемикриптофиты — розеточный, а дерновинные и корневищные гемикриптофиты — преимущественно полурозеточный.

Подавляющее большинство изученных видов относится к одной из 2 ритмологических групп: к летнезеленым — 13 и к летне-зимнезеленым — 10 видов. Лишь 1 вид — *Saxifraga oppositifolia* — является вечнозеленым. Летнезеленые виды трав успевают к концу вегетации закончить цикл сезонного развития, и их надземная часть отмирает, что свидетельствует о высокой степени приспособленности к эколого-ценотическим условиям в местах их обитания. У летне-зимнезеленых трав двудольных видов листья живут менее 1 года, но более 1 периода вегетации (от 4—6 до 8—10 мес). В течение 1 года всегда образуются 2 генерации листьев — весенне-летняя (с мая до октября) и осенне-зимняя (с августа до мая—июня) (Серебряков, 1961). У летне-зимнезеленых злаков перезимовывают лишь основания побегов. Группы летнезеленых и летне-зимнезеленых видов различаются не только по продолжительности жизни листьев, но и по ряду других сопряженных между собой признаков, образующих в каждой из групп согласованный комплекс.

Так, группа летне-зимнезеленых видов наряду с гемикриптофитами содержит подушковидные и ползучеподушечные хамефиты с безрозеточными не отмирающими на зиму ортотропно-пространными побегами, что в большой мере приближает их к биоморфе кустарничков. Листья у растений этой группы имеют ксероморфные признаки: они мелкие и довольно плотные. У всех летне-зимнезеленых видов, за исключением однодольных, на протяжении всей жизни особи сохраняется система главного корня, вследствие чего эти растения, как правило, вегетативно неподвижны. Это связано, по всей вероятности, с тем, что селятся они часто на незадерненных подвижных субстратах и главный корень помогает им на них закрепиться, выполняя как бы якорную функцию. Все без исключения летнезеленые виды являются гемикриптофитами и все они ортотропны. Почти все, за исключением 2 видов, имеют полурозеточный и розеточный побег, причем преобладают виды со средними и крупными листьями; структурные характеристики листьев этих растений позволяют отнести их к типичным мезофитам. В группе летнезеленых лишь у 2 видов имеется главный корень, для остальных характерна способность к образованию корневищ и придаточных корней. Сильная вегетативная подвижность длиннокорневищных видов этой группы растений обеспечивает им высокую динамичность в заселении территории.

Для обеих групп характерно значительное преобладание арктоальпийских видов.

Экотопологическая дифференциация тундровых трав не представляет больших трудностей, благодаря тому что большинство видов Хибинских гор (70%) стенотопны (Похилько, 1987). При отнесении эвритопных и гемиэвритопных видов к той или иной группе мы ориентировались на тот экотоп, в котором экологический режим был более напряженным или число особей данного вида заметно преобладало.

Травы в горной тундре занимают как сухие, так и сырые местообитания. Экологический режим их определяется орографическими условиями и высотой над уровнем моря. Всего было выделено 4 типа экотопов (табл. 1).

---

[1] Розеточность побега рассматривается как приспособительная реакция на сильную освещенность. Это морфологическое свойство явилось важной преадаптацией в ходе миграции видов на север, так как приземистость и низкорослость — одна из наиболее характерных особенностей тундровых растений (Серебряков, Серебрякова, 1969).

I. Вершинное плато, представляющее собой каменистые россыпи, среди которых в микропонижениях на аккумулятивных почвах встречаются наиболее выносливые растения, виды-ингредиенты, способные к внеценозному существованию. В эту группу вошли 2 вида — *Saxifraga oppositifolia* и *Juncus trifidus*, имеющих широкую экологическую амплитуду.

II. Хорошо дренированные открытые субнивальные местообитания. Их занимают травы-ассектаторы, которые в виде небольших вкраплений входят в состав кустарничковых ассоциаций растительности в средней и нижней частях горно-тундрового пояса. Сюда же отнесены и обитатели осыпей.

Другие 2 типа экотопов включают в себя влажные местообитания с более или менее мощным скоплением мелкозема, занятые так называемыми луговинными тундрами (Андреев, 1932), или тундровыми лугами (Корчагин, 1933), представляющими собой ассоциации трав-мезофитов с небольшой примесью влаголюбивых кустарничков. Различают 2 типа альпийских лужаек (Мишкин, 1953).

III. Нивальные местообитания по ложбинам и руслам весенних ручьев, на которых развиваются собственно альпийские лужайки. Разнотравные или злаковые ассоциации образуют более или менее сплошной покров. Они больше подпадают под категорию интразональной растительности, чем тундровой (Аврорин и др., 1936).

IV. Местообитания, формирующиеся в условиях избыточного проточного увлажнения, создаваемого талыми водами снежников, занятые так называемыми снеговыми лужайками. В эту группу вошли 3 вида камнеломок.

Специфика нивальных местообитаний, где произрастает бо́льшая часть видов трав, состоит в том, что достаточно глубокий снежный покров предохраняет растения от низких температур зимой, от оттепелей и заморозков — весной, а от ветров — во все времена года. Непрерывное проточное увлажнение способствует глубокому протаиванию почвы и исключает процессы заболачивания. Продолжительное таяние задерживает начало вегетации и неблагоприятно сказывается на развитии мхов, лишайников и мелкодревесных форм. Все это свидетельствует о том, что снеговые местообитания резко отличаются от местообитаний в обычных экологических условиях тундр (Тихомиров, 1945).

Приуроченность мезофитных тундровых травянистых формаций к снежникам, их преобладание в нивальных местоположениях позволили Б. А. Тихомирову (1945) искать их генетические истоки в травянистых ассоциациях перигляциальной области оледенения, с одной стороны, и в альпийских лугах гор умеренных широт — с другой.

Таким образом, большая часть видов горно-тундровых трав произрастает в условиях благоприятного водного режима — или на хорошо дренированных (II экотоп), или на равномерно увлажняемых (III экотоп) почвах. При этом потоки талых вод формируют «наилк» (наподобие аллювиального наноса) — благоприятное минеральное питание для растений. В условиях напряженного экологического режима оказываются лишь виды, произрастающие при недостатке (I экотоп) или избытке (IV экотоп) влаги.

Результаты

В табл. 2 представлены данные о содержании хлорофилла и структурные характеристики листа у видов разного таксономического родства.

Из табл. 2 видно, что у родственных на уровне рода (*Saxifraga*), трибы (*Rhinantheae*), а в одном случае — на уровне подсемейства (*Lactucoideae*) видов имеют место весьма близкие или даже одинаковые значения содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$.

ТАБЛИЦА 2

Содержание хлорофилла и характеристики листа родственных видов

Виды	Экологическая характеристика		Хлорофилл $M_{\text{сыр}}$, мг/г	Вода, %	Хлорофилл $M_{\text{сух}}$, мг/г	УППЛсух, г/дм^2	Хлорофилл $S_{\text{л}}$, мг/дм^2	УППЛсыр, г/дм^2
	экотоп	ритмотип						
Сем. *Caryophyllaceae*								
Подсем. *Caryophylloideae*								
Триба *Lichnideae*								
Silene acaulis	III	ЛЗЗ	0.7	85	4.7	0.59	2.8	4.0
Подсем. *Alsinoideae*								
Триба *Alsineae*								
Cerastium alpinum	III	ЛЗЗ	1.2	79	5.6	0.38	2.1	1.7
Сем. *Polygonaceae*								
Подсем. *Polygonoideae*								
Триба *Rumicieae*								
Oxyria digyna	III	ЛЗ	1.3	90	12.5	0.36	4.5	3.4
Триба *Polygoneae*								
Polygonum viviparum	III	ЛЗЗ	2.4	77	10.3	0.54	5.6	2.3
Сем. *Saxifragaceae*								
Триба *Saxifrageae*								
Saxifraga stellaris	IV	ЛЗ	0.9	90	9.3	0.30	2.8	3.1
S. aizoides	IV	ЛЗЗ	1.0	86	7.2	0.64	4.6	4.6
S. oppositifolia	I	ВЗ	1.1	70	3.7	1.4	5.2	4.7
Сем. *Scrophulariaceae*								
Подсем. *Rhinanthoideae*								
Триба *Veroniceae*								
Veronica alpina	III	ЛЗ	1.4	82	7.9	0.44	3.5	2.5
Триба *Rhinantheae*								
Bartsia alpina	II—III	ЛЗ	1.8	76	7.5	0.55	4.1	2.3
Pedicularis lapponica	II	ЛЗ	1.9	80	9.4	0.41	3.9	2.0
Сем. *Asteraceae*								
Подсем. *Lactucoideae*								
Триба *Lactuceae*								
Hieracium alpinum	III	ЛЗ	1.5	86	10.3	0.35	3.6	2.4
Триба *Cardueae*								
Saussurea alpina	III	ЛЗ	1.5	87	11.2	0.39	4.4	2.9
Подсем. *Asteroideae*								
Триба *Inuleae*								
Omalotheca supina	III	ЛЗ	1.2	84	7.5	0.25	1.9	1.5
Триба *Astereae*								
Solidago lapponica	II—III	ЛЗ	2.0	82	11.2	0.43	4.8	2.4
Сем. *Poaceae*								
Подсем. *Pooideae*								
Триба *Poeae*								
Poa alpina	II	ЛЗЗ	1.9	69	6.2	0.66	4.1	2.1

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	Экологическая характеристика		Хлорофилл $M_{\text{сыр}}$, мг/г	Вода, %	Хлорофилл $M_{\text{сух}}$, мг/г	УППЛ$_{\text{сух}}$, г/дм^2	Хлорофилл $S_{\text{л}}$, мг/дм^2	УППЛ$_{\text{сыр}}$, г/дм^2
	экотоп	ритмотип						
Триба *Aveneae* *Deschampsia flexuosa*	III	ЛЗЗ	2.3	74	8.9	0.68	6.1	2.6
Триба *Phalarideae* *Anthoxanthum alpinum*	III	ЛЗ	3.2	73	11.6	0.49	5.7	1.8

Примечательно, что указанное явление обнаружено не только у экологически близких видов (*Hieracium alpinum* и *Saussurea alpina*), но и у контрастных, различающихся также и по ритмотипу (виды рода *Saxifraga*).

Из табл. 2 следует, что виды сходной экологии (*Bartsia alpina* и *Pedicularis lapponica*) имеют сходство по всем пигментным и структурным характеристикам листа. Виды с неодинаковыми условиями местообитания (виды рода *Saxifraga*) различаются как по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$, так и по структурным характеристикам листа. Эти различия тем больше, чем более контрастны виды экологически. При этом, как обычно, чем суше и плотнее лист, тем меньше в нем содержится пигментов в расчете на $M_{\text{сух}}$ и больше — в расчете на $S_{\text{л}}$, т. е. эти 2 характеристики находятся как бы в противофазе.

Вышеизложенное свидетельствует о том, что такие характеристики, как содержание пигментов в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$, так же являются экологически значимыми, как и структурные характеристики листа, что уже отмечалось в более ранних наших публикациях (Корнюшенко, 1989; Корнюшенко, Соловьева, 1992).

Из табл. 2 также следует, что виды отдаленного родства, разных триб и подсемейств, сильно различающиеся по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$, в значительно меньшей степени различаются по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$, если они экологически являются сравнительно близкими видами (ср. *Oxyria digyna* и *Polygonum viviparum*, *Silene acaulis* и *Cerastium alpinum*). Если же виды отдаленного родства (ср. *Hieracium alpinum* и *Saussurea alpina*), имеющие одинаковое содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$, близки по экологии, то они оказываются сходными и по другим пигментным и структурным характеристикам, как и близкородственные виды. В связи с этим фактом предполагается возможность отзывчивости на условия внешней среды и в экологических группах видов, не имеющих таксономического родства.

Сравним по содержанию пигментов и характеристикам листа группы видов, относящихся к разным экотопам и ритмотипам.

На рис. 1, 2 данные табл. 1 представлены в виде графиков. Единственный вечнозеленый вид присоединен к группе летне-зимнезеленых.

Сравниваемые попарно группы примерно одинаково различаются как по содержанию воды в листьях (рис. 1, 2, *Г*), так и по УППЛ$_{\text{сух}}$ (рис. 1, 2, *Д*). Причем эти 2 характеристики взаимноскомпенсированы, так как по УППЛ$_{\text{сыр}}$ (рис. 1, 2, *Е*) различия почти отсутствуют.

Характер распределения видов по диапазонам содержания пигментов в единице площади листа, показанный на рис. 1, 2, имеет сходные черты: у более плотных листьев летне-зимнезеленых видов и растений сухих местообитаний диапазоны шире и смещены в сторону бо́льших величин, чем у

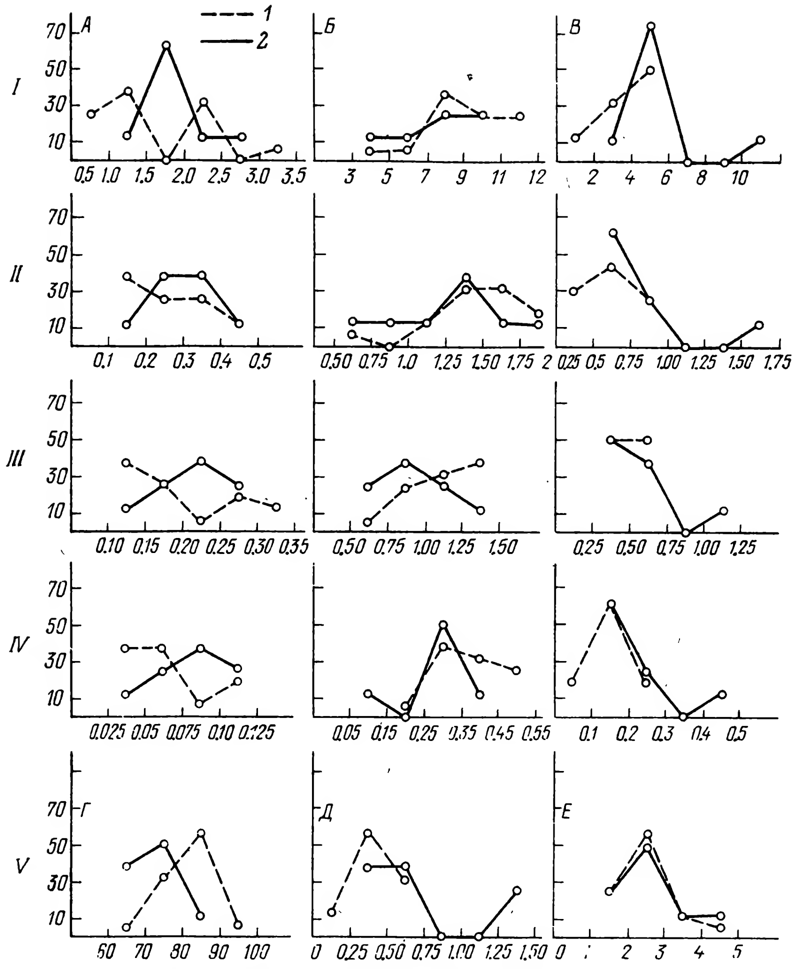


Рис. 1. Распределение видов растений сырых (*1*) и сухих (*2*) местообитаний по группам разных диапазонов пигментных и структурных характеристик листа.

I—IV — пигменты: *I* — хлорофилл, *II* — каротиноиды (ксантофиллы и каротин), *III* — ксантофиллы, *IV* — каротин; *V* — структурные характеристики листа: *Г* — содержание воды в листьях, %; *Д* — УППЛ$_{сух}$, г/дм^2; *Е* — УППЛ$_{сыр}$, г/дм^2. *А*, *Б*, *В* — способы расчета содержания пигментов (табл. 1) на: *А* — $M_{сыр}$, мг/г; *Б* — $M_{сух}$, мг/г; *В* — $S_л$, мг/дм^2. По осям абсцисс — диапазоны представленных характеристик; по осям ординат — встречаемость видов, % (за 100% принято число видов в группах).

более мезоморфных видов альтернативных групп; при этом кривые, обозначающие группы, в значительной степени перекрываются между собой.

Сравним группы видов по содержанию пигментов в расчете на единицу массы.

На рис. 1, 2 отчетливо видна разнокачественность групп по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{сыр}$ (рис. 1, *А*): группа видов сырых местообитаний (рис. 1, *1*) неоднородна, она представлена двумя четко выраженными максимумами, а максимум видов сухих местообитаний (рис. 1, *2*) занимает между ними промежуточное положение. На аналогичных графиках рис. 2 максимумы ритмологических групп также заметно разобщены.

Интерпретация графиков на рис. 1, 2 возможна, по всей вероятности, при использовании таких видовых характеристик, которые могут служить ориентиром для определения условий формирования видов, ввиду того что

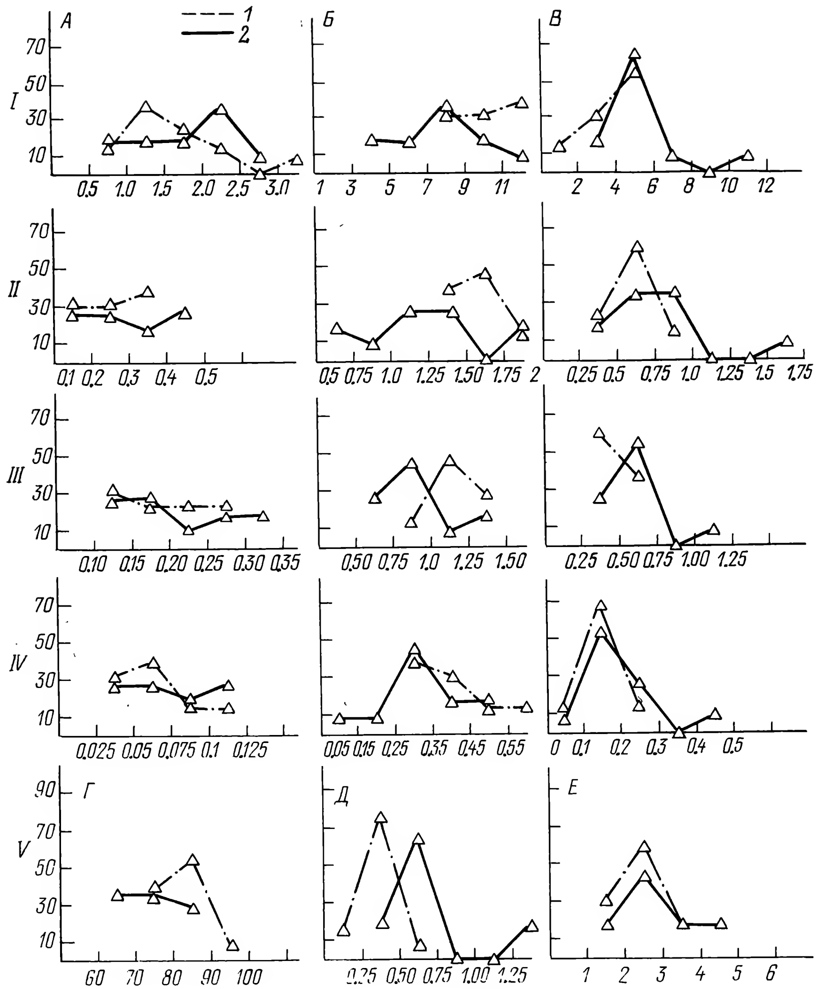


Рис. 2. Распределение летнезеленых (*1*) и летне-зимнезеленых (*2*) видов по группам разных диапазонов пигментных и структурных характеристик листа.

Обозначения те же, что и на рис. 1. Примечание. Вечнозеленый вид *Saxifraga oppositifolia* присоединен к летне-зимнезеленым видам.

максимальные для видов концентрации хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$, как уже отмечалось, являются генотипически обусловленными.

Используя данные табл. 1, сравним между собой виды, имеющие указанные выше максимумы, по их принадлежности к широтному ареалу.

Группа видов сырых местообитаний, имеющая максимум в диапазоне 1—1.5 мг, состоит исключительно из арктоальпийских видов (табл. 1) — облигатных светолюбов. Другая группа видов сырых местообитаний, имеющая максимум в диапазоне 2.0—2.5 мг, состоит из видов растений, относящихся, напротив, к теневыносливым,[2] сформировавшимся в бореальной области (*Deschampsia alpina, Trollius europaeus*).

---

[2] Теневыносливые растения способны развиваться как на открытых солнечных местообитаниях, так и при более или менее сильном затенении. Содержание хлорофилла в их листьях колеблется от 2 до 3 мг/г сырой массы. Облигатные, или безусловные, светолюбы не выносят затенения, и содержание хлорофилла в их листьях менее 2 мг/г сырой массы (Любименко, 1916, 1935).

Группа видов открытых сухих местообитаний, имеющая в максимуме содержание хлорофилла от 1.5 до 2.0 мг/г сырой массы, занимает промежуточное положение между облигатными светолюбивыми и теневыносливыми видами. Составляющие эту группу световые виды имеют разные ареалы, но бореальные среди них, как и следовало ожидать, отсутствуют.

Группа летнезеленых видов (рис. 2, *1*, *А*), имеющая максимум содержания хлорофилла от 1.0 до 1.5 мг/г сырой массы, состоит также исключительно из арктоальпийских видов; группа же летне-зимнезеленых видов (рис. 2, *2*, *А*) с максимумом от 2.0 до 2.5 мг/г сырой массы является сборной по ареалам.

Таким образом, намечается определенная тенденция дифференциации видов по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ в зависимости от их широтного ареала.

Вместе с тем нельзя не отметить сравнительно высокое содержание хлорофилла, свойственное теневыносливым видам (2 мг/г сырой массы), наблюдающееся у арктоальпийского вида *Polygonum viviparum* и у арктического вида *Oxytropis sordida*. Возможно, это те случаи, когда место происхождения вида не совпадает с его ареалом; необходимо учитывать также экотопологическое разнообразие ареалов и возможность азотфиксации, позволяющей синтезировать большее количество хлорофилла (это относится к любому бобовому растению).

Сравним далее группы видов, показанные на рис. 1, 2, по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$.

На фоне значительных различий экотопологических групп по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ представляется весьма неожиданным тот факт, что эти группы, несмотря на структурные различия листьев, оказались почти сходными по проценту встречаемости видов с разными диапазонами содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ (рис. 1, *1*, *Б*). Возможные причины этого сходства обсуждаются далее.

Что же касается ритмологических групп (рис. 2, *1*, *Б*), то они заметно различаются: более плотным листьям летне-зимнезеленых видов соответствует более широкий диапазон значений хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$, сдвинутый при этом в сторону низких величин. Значительно более однородной по содержанию хлорофилла оказалась группа летнезеленых видов. Естественно было предположить, что более широкий диапазон содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ в группе летне-зимнезеленых видов — отражение особенностей адаптации видов этой группы к неблагоприятным условиям осенне-зимне-весеннего периода. Обратившись к данным табл. 1, мы действительно обнаружили, что низкие значения этой пигментной характеристики в группе летне-зимнезеленых принадлежат хамефитам. Как известно, именно эта биоморфа относится к числу наиболее приспособленных к тундровым условиям (Raunkiaer, 1934).

Таким образом, указанные выше различия (рис. 2) групп летнезеленых и летне-зимнезеленых трав обусловлены присутствием в последней наряду с гемикриптофитами также хамефитов, которые в группе летнезеленых трав отсутствуют. Другими словами, колебания значений содержания хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ соответствуют у тундровых трав их распределению по признаку Раункиера (Raunkiaer, 1934). Наша следующая задача состояла в том, чтобы выяснить степень этого соответствия при разных способах расчета пигментов, привлекая для сравнения и другие признаки травянистых биоморф.

На рис. 3 все изученные виды разбиты на 2 большие группы — хамефиты и гемикриптофиты.[3] Последние разделены на группы по типу корневых систем. Ввиду малочисленности отдельных подгрупп дальнейшая разбивка по другим

---

[3] Гемикриптофиты-геофиты ввиду малочисленности (2 вида) на рис. 3 не отражены.

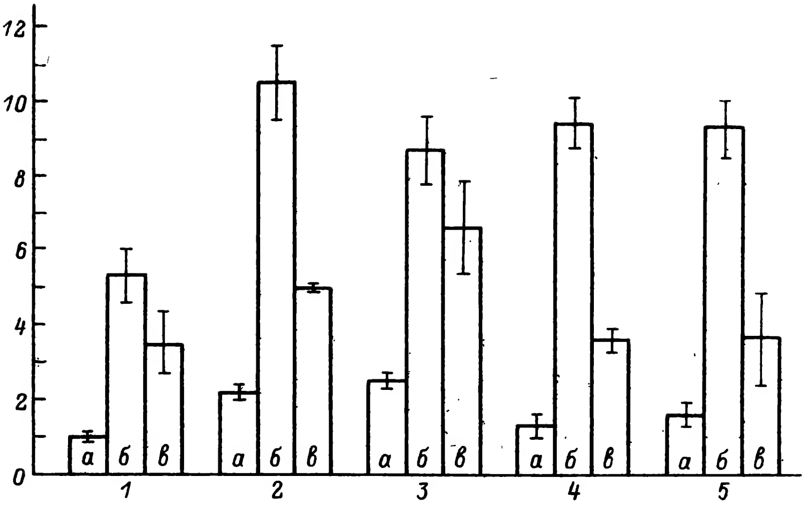


Рис. 3. Содержание хлорофилла в группах горно-тундровых трав, представляющих разные биоморфы.

По горизонтали: *1* — хамефиты, *2—5* — гемикриптофиты. *1* — хамефиты стержне- и придаточнокорневые, безрозеточные, преимущественно летне-зимнезеленые (*Silene acaulis*, *Saxifraga aizoides*, *S. oppositifolia*, *Cerastium alpinum*); *2* — гемикриптофиты стержнекорневые, розеточные, преимущественно летне-зимнезеленые (*Papaver lapponicum*, *Cardamine bellidifolia*, *Oxitropis sordida*); *3* — гемикриптофиты рыхло- и плотнодерновинные, полурозеточные, преимущественно летне-зимнезеленые (*Poa alpina*, *Deschampsia alpina*, *Juncus trifidus*, *Anthoxanthum alpinum*); *4* — гемикриптофиты длиннокорневищные (и ползучие), полурозеточные, летнезеленые (*Saxifraga cernua*, *Oxyria digyna*, *Veronica alpina*, *Hieracium alpinum*, *Saussurea alpina*, *Pedicularis lapponica*); *5* — гемикриптофиты короткокорневищные (и кистекорневые), преимущественно полурозеточные, летнезеленые (*Saxifraga stellaris*, *Omalotheca supina*, *Bartsia alpina*, *Solidago lapponica*, *Trollius europaeus*). По вертикали — содержание хлорофилла, мг, на разные единицы расчета: *а* — $M_{\text{сыр}}$, *б* — $M_{\text{сух}}$, *в* — $S_{\text{л}}$.

признакам была нецелесообразной. Для каждой подгруппы указан лишь тип побега, а в случае варьирования по этому признаку — преобладающий тип.

Из рис. 3 видно, что в листьях хамефитов содержится в 1.5—2 раза меньше хлорофилла, чем в подгруппах гемикриптофитов, причем наиболее различаются по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ хамефиты, являющиеся стержне- и придаточнокорневыми, и стержнекорневые гемикриптофиты, а по другим пигментным характеристикам — хамефиты и дерновинные злаковые растения.

Подгруппы гемикриптофитов весьма сходны по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$; они различаются попарно по содержанию хлорофилла при других способах расчета: стержнекорневые и дерновинные содержат примерно в 1.5 раза больше хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ и $S_{\text{л}}$, чем коротко- и длиннокорневищные.

Гемикриптофиты-геофиты по содержанию хлорофилла близки к стержнекорневым гемикриптофитам.

Судить о связи пигментных характеристик с типом побега было невозможно, так как подгруппы оказались весьма однородными по этому признаку.

Хотя указанные различия имеют достоверный характер, полученные результаты следует рассматривать как предварительные, потому что выделенные группы биоморф слишком малы по числу видов.

Далее представлялось важным сравнить разные экологические группы трав по характеру и степени взаимосвязи между структурными и пигментными характеристиками листа. С этой целью все 3 пигментные характеристики сравнивались с 3 структурными в экотопологических и ритмологических группах видов, рассчитан коэффициент корреляции между ними (табл. 3). Из табл. 3 следует, что представленные в ней группы являются неравноценными по характеру и степени взаимосвязи сопоставляемых величин.

ТАБЛИЦА 3

Значения коэффициента корреляции между содержанием хлорофилла и структурными характеристиками листа

Содержание хлорофилла в расчете на единицу массы и площади листа	Структурные характеристики листа	Летне-зимнезеленые			Летнезеленые			Субнивальные			Нивальные		
		число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %
$M_{сыр}$, мг/г	H_2O, %	11	—0.53	90	13	—0.86	99.9	6	0.32	—	13	—0.72	99
	УППЛ$_{сух}$, г/дм^2	11	0.09	—	13	0.71	98	6	—0.58	—	13	0.51	—
	УППЛ$_{сыр}$, г/дм^2	11	0.39	—	13	—0.48	90	6	—0.40	—	13	—0.39	—
$M_{сух}$, мг/г	H_2O, %	11	0.22	—	13	—0.05	—	6	0.84	95	13	0.20	—
	УППЛ$_{сух}$, г/дм^2	11	—0.37	—	13	0.19	—	6	—0.88	98	13	—0.26	—
	УППЛ$_{сыр}$, г/дм^2	11	—0.33	—	13	0.29	—	6	0.04	—	13	0.19	—
$S_л$, мг/дм^2	H_2O, %	11	—0.45	—	13	0.61	98	6	0.52	—	13	—0.44	—
	УППЛ$_{сух}$, г/дм^2	11	0.65	95	13	0.78	99.9	6	—0.21	—	13	0.59	95
	УППЛ$_{сыр}$, г/дм^2	11	0.37	—	13	0.02	—	6	0.62	—	13	0.05	—

Примечание. Виды растений I и IV экотопов не рассматриваются ввиду малочисленности этих групп; «—» — корреляция не доказана.

В экотопологических и ритмологических группах нами обнаружены типичные для большинства и специфические для отдельных групп почти линейные зависимости между сравниваемыми величинами.

Так, наиболее характерными связями для большинства изученных групп видов (в 3 из 4) являются следующие: обратная корреляция между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{сыр}$ и содержанием воды в листе, а также прямая почти линейная связь между содержанием хлорофилла в расчете на $S_л$ и величиной УППЛ$_{сыр}$. При этом оба коэффициента имеют наиболее высокие значения в группе летнезеленых видов.

Отмеченные корреляции отсутствуют лишь в группе видов субнивальных местообитаний, но зато здесь имеют место специфические корреляции — прямая линейная связь между количеством хлорофилла в расчете на $M_{сух}$ и содержанием воды в листе, а также обратная корреляция между этой пигментной характеристикой и УППЛ$_{сух}$, отсутствующие в других группах.

Летнезеленые виды, наиболее соответствующие климатическому ритму тундрового биома, имеют не только наиболее высокие коэффициенты корреляционных связей, но и специфические прямые связи — между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{сыр}$, УППЛ$_{сыр}$ и УППЛ$_{сух}$, а также между количеством хлорофилла в расчете на $S_л$ и содержанием воды в листе.

В группах летне-зимнезеленых видов и видов нивальных местообитаний специфические корреляции отсутствуют.

Нами наряду с хлорофиллом определялись также каротиноиды — фракции ксантофиллов и каротин. Содержание обеих фракций каротиноидов изменяется в общем пропорционально содержанию хлорофилла (табл. 1), что делает излишним проведение экологического анализа также и по каротиноидам. Однако для понимания адаптации фотосинтетического аппарата растений выделенных экологических групп следует выяснить, в какой мере разные пигментные фракции коррелируют между собой.

Из табл. 4 видно, что наиболее высокие коэффициенты корреляции между различными пигментными фракциями при высоком уровне значимости получены в группе летне-зимнезеленых видов. В группе же летнезеленых видов значения коэффициентов меньше, особенно при расчете пигментов на $M_{сух}$.

В экотопологических группах более тесная связь между пигментными фракциями отмечается у растений нивальных местообитаний, но значения коэффициентов ниже, чем у летне-зимнезеленых.

У растений субнивальных местообитаний корреляции между пигментными фракциями недостоверны при расчете на $M_{сыр}$ и $S_л$, так как при этом градиент различий по содержанию хлорофилла между крайними величинами невелик (1.3-кратный).

По этой же причине в группе летнезеленых видов более низкие коэффициенты корреляции между пигментными фракциями имеют место при расчете пигментов на $M_{сух}$: при таком способе расчета диапазон между крайними величинами значительно уже (1.7-кратный), чем при расчете на $M_{сыр}$ (4.4-кратный) или $S_л$ (3.3-кратный).

Для понимания стратегии адаптации листа как органа фотосинтеза важно было выяснить, как соотносится абсолютное содержание пигментов в целом листе (среднем для популяции) с его площадью, которая является одним из наиболее вариабельных адаптивных признаков листа. При статистическом анализе между этими величинами в ритмологических группах выявлена тесная коррелятивная связь и получено уравнение линейной регрессии (табл. 5).

Сравнение реальных величин содержания хлорофилла в целом листе со значениями, вычисленными по уравнениям линейной регрессии, представлено в табл. 6.

Неоднородность группы летне-зимнезеленых видов и здесь проявилась в том, что большие расхождения между расчетными и реальными данными

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты корреляции между пигментными фракциями

Расчет на единицы массы и площади листа	Пигментные фракции		Летне-зимнезеленые			Летнезеленые			Субнивальные			Нивальные		
			число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %	число видов	коэффициент корреляции	уровень значимости, %
$M_{сыр}$, мг/г	Хлорофилл	Ксантофиллы + + каротин	11	0.92	99.9	13	0.92	99.9	6	0.34	—	13	0.87	99.9
	»	Ксантофиллы	11	0.92	99.9	13	0.89	99.9	6	0.02	—	13	0.88	99.9
	»	Каротин	11	0.88	99.9	13	0.89	99.9	6	0.69	90	13	0.82	99.9
	Ксантофиллы	»	11	0.93	99.9	13	0.83	99.9	6	0.40	—	13	0.92	99.9
$M_{сух}$, мг/г	Хлорофилл	Ксантофиллы + + каротин	11	0.90	99.9	13	0.56	95	6	0.81	95	13	0.82	99.9
	»	Ксантофиллы	11	0.91	99.9	13	0.55	95	6	0.76	95	13	0.83	99.9
	»	Каротин	11	0.81	99	13	0.64	95	6	0.78	95	13	0.72	99.9
	Ксантофиллы	»	11	0.92	99.9	13	0.62	95	6	0.74	90	13	0.73	99
$S_{л}$, мг/дм^2	Хлорофилл	Ксантофиллы + + каротин	11	0.94	99.9	13	0.86	99.9	6	0.31	—	13	0.84	99.9
	»	Ксантофиллы	11	0.95	99.9	13	0.79	99	6	0.23	—	13	0.88	99.9
	»	Каротин	11	0.90	99.9	13	0.83	99.9	6	0.35	—	13	0.77	99
	Ксантофиллы	»	11	0.95	99.9	13	0.83	99.9	6	0.45	—	13	0.90	99.9

ТАБЛИЦА 5

Результаты регрессионного анализа по выявлению характера взаимосвязи между содержанием пигментов (y) в листе и его площадью (x)

Пигментные фракции	r	Уровень значимости, %	a	Стандартная ошибка a	b	Стандартная ошибка b	Остаточное стандартное отклонение	$r^2 \cdot 100$, %	Критерий Фишера
Летне-зимнезеленые травы (ЛЗЗ) ($y = a + bx$)									
Хлорофилл	0.990	99.9	1.04	4.57	50.0	2.88	10.07	98.0	302.3
Ксантофиллы	0.994	99.9	—0.47	0.54	7.4	0.34	1.20	98.7	464.7
Каротин	0.995	99.9	—0.19	0.17	2.7	0.11	0.38	99.1	939.9
Летнезеленые травы (ЛЗ) ($y = a + bx$)									
Хлорофилл	0.995	99.9	—31.49	12.42	49.66	1.50	34.3	99.1	1101.5
Ксантофиллы	0.996	99.9	—2.9	1.30	5.88	0.16	3.6	99.2	1404.9
Каротин	0.994	99.9	0.1	0.46	1.56	0.06	1.3	98.7	779.2
Без *Trollius europaeus*									
Хлорофилл	0.996	99.9	—8.5	5.34	41.29	1.16	12.5	99.2	1257.1

Примечание. x — значения проекции площади среднего для популяции листа на горизонтальную плоскость, представленные в табл. 1; y — содержание пигментов в целом листе, рассчитанное на основании данных табл. 1; r — коэффициент корреляции; a — свободный член; b — тангенс угла наклона; $r^2 \cdot 100$ — процент объясненной дисперсии.

ТАБЛИЦА 6

Сравнение реальных и расчетных (по уравнениям линейной регрессии) величин содержания хлорофилла в целом взрослом листе (среднем для локальной популяции) у видов растений разных ритмологических групп

Летне-зимнезеленые виды	Содержание хлорофилла, мг: реальные данные	Содержание хлорофилла, мг: расчетные данные	Ошибка, %	Летнезеленые виды	Содержание хлорофилла, мг: реальные данные	Содержание хлорофилла, мг: расчетные данные	Ошибка, %
Carex bigelowii	163.0	176.4	+8.1	*Oxyria digyna*	276.0	276.43	+0.15
Saxifraga aizoides	11.9	7.04	—40.9	*Saxifraga cernua*	23.98	49.34	+105.7
S. oppositifolia	9.13	8.29	—9.2	*S. stellaris*	19.34	20.01	+3.5
Cardamine bellidifolia	11.10	12.29	+10.7	*Oxytropis sordida*	16.75	1.86	—88.9
Polygonum viviparum	149.0	131.11	—12.6	*Veronica alpina*	34.72	32.83	—5.5
Cerastium alpinum	6.96	16.05	+130.6	*Bartsia alpina*	90.00	82.38	—8.5
Silene acaulis	2.70	4.79	+77.4	*Pedicularis lapponicum*	29.3	21.68	—26.1
Papaver lapponicum	53.00	51.07	—3.7	*Solidago lapponica*	361.8	367.26	+1.01
				Omalotheca supina	8.04	9.37	+16.5
				Saussurea alpina	352.95	338.36	—4.1
				Hieracium alpinum	168.15	181.47	+7.9

получены лишь для 3 видов, относящихся к хамефитам. Что касается остальных видов (60% от общего числа), то для них расчетные значения были очень близки к реальным (расхождения составили 4—12%).

При сравнении реальных и расчетных величин в группе летнезеленых видов обнаружен другой аспект. У более половины видов расчетные величины отличались от реальных более чем на 15%. При исключении же из этой группы *Trollius europaeus* как вида, не типичного для горно-тундрового пояса, и при расчете пигментов по уравнению, составленному для 11 видов, картина изменилась: у 75% видов реальные и расчетные данные практически совпали. Исключение составили 3 вида: *Oxytropis sordida* — единственный вид, имеющий сложный лист (в расчет же принималась лишь площадь 1 простого листочка сложного листа); у 2 других видов — *Saxifraga cernua* и *Pedicularis lapponica* — необходимо, по-видимому, уточнить с помощью дополнительных проб площадь среднего листа. Сопоставление реальных и расчетных данных дает возможность оценить степень экологической неоднородности, целостность групп видов и внести соответствующие коррективы.

Обсуждение

Сопоставление данных по содержанию хлорофилла, ксантофиллов и каротина в листьях горно-тундровых трав показало, что изменчивость пигментных характеристик в рамках таксономических и экологических групп растений проявляется по-разному.

Такие характеристики, как содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сух}}$ и $S_{\text{л}}$, являются экотопологически и ритмологически чувствительными у видов горно-тундровых трав как близкого, так и сравнительно отдаленного родства. Количественная взаимообусловленность обратной связи этих 2 характеристик ослабевает по мере отдаленности родства, что, вероятно, связано с разным модусом приспособляемости видов разных филогенетических групп (Drude, 1932).

Содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ имеет сходные значения у близкородственных видов (одного рода, одной трибы), как сходных, так и контрастных по экологии, т. е. в этой характеристике не отражаются различия по экотопу и ритмотипу. У видов более отдаленного родства возможны разные варианты ее проявления. Так, у экологически сходных видов эта величина может иметь как близкие (*Saussurea alpina* и *Hieracium alpinum*), так и весьма различающиеся значения (*Silene acaulis* и *Cerastium alpinum*). Виды же разных экотопов и ритмотипов соответственно различаются по этой характеристике, что особенно четко проявилось у видов сем. *Poaceae*. Ввиду того что максимально возможное для вида содержание хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ является величиной наследственной (Любименко, Бриллиант, 1924) и отражает степень светолюбия видов (Любименко, 1916), из изложенного следует: а) генотипическая изменчивость признака, характеризующего светолюбие вида, проявляется у горно-тундровых трав лишь на уровне подсемейства и выше; б) как сходным, так и различным по светолюбию видам могут соответствовать либо сходные, либо различные по экотопу и ритмотипу виды.

Различие по показателю светолюбия видов, достоверное лишь в таксонах высокого ранга, является свидетельством того, что этот признак достаточно устойчив.

2 другие пигментные характеристики, отражающие модификационную изменчивость структуры листа (Корнюшенко, 1989), лабильны, поэтому возможны разные сочетания пигментных характеристик.

Факт сходства данных по содержанию хлорофилла в расчете на $M_{\text{сыр}}$ у родственных видов явился подтверждением данных Любименко (1916 : 205), согласно которым: «...весьма вероятно, что виды, систематически очень близкие друг другу и имеющие более или менее общий ареал распространения, сходны также и физиологически по процессу накопления хлорофилла».

Связь между показателем светолюбия вида и областью его распространения прослежена нами и при сравнении неродственных видов разных экологических групп, различающихся по условиям местообитания и ритмотипу. Однако в силу экотопологической пестроты ареалов степень различий значительно варьирует. Указанная связь между содержанием хлорофилла и ареалом вида является отражением разной стратегии адаптации растений к свету в разных климатических условиях, которая может быть либо световой, либо хроматической и световой, т. е. смешанной (Литвин, Звалинский, 1983). Так, согласно сложившимся представлениям, в условиях олиготрофных местообитаний количество падающего на растения света часто оказывается избыточным для фотосинтеза и даже вредным из-за низких темпов метаболизма, и растения стремятся защититься от него, ограничивая синтез пигментов, способствующих его поглощению. В условиях же лимитированной освещенности и обедненного спектрального состава происходит усиление светопоглотительной способности листа с помощью увеличения концентрации пигментов в листе и изменения их качественного состава. Первый тип адаптации характерен для облигатных светолюбов — арктоальпийских видов, второй (смешанный) тип — для облигатных тенелюбивых и фотолабильных теневыносливых видов бореальных трав, растущих под пологом леса. Виды, относящиеся к переходным географическим элементам, по типу адаптации к свету относятся к одному из 2 названных или находятся между ними. Каждый географический элемент имеет виды с разным типом адаптации к свету в зависимости от занимаемого экотопа, но какой-то из них является преобладающим.

Отсутствие существенных различий по экотопологически значимой пигментной характеристике — содержанию хлорофилла в расчете на $M_{сух}$ — при сравнении трав сухих и сырых местообитаний по проценту встречаемости видов в разных диапазонах этой характеристики можно объяснить следующим образом.

Бóльшая часть видов (19 из 24) в сравниваемых группах — это травы нивальных и субнивальных местообитаний, для которых характерно более или менее достаточное увлажнение. Такие средние условия увлажнения и теплового режима на умеренно плодородных и хорошо аэрируемых почвах характерны для мезофитов (Warming, Graebner, 1918), что в данной работе подтверждается структурными характеристиками листьев изученных растений. Именно в условиях такого экологического режима в сомкнутом растительном покрове складываются конкурентные взаимоотношения, при которых движущей силой естественного отбора являются в большей мере фитоценотические, биотические отношения, а не физические факторы среды (Sonesson, Callaghan, 1991). В таком случае не может быть строгого соответствия между пигментными характеристиками и условиями среды: ведь для многих видов (менее конкурентоспособных) условия их обитания оказываются более или менее смещенными относительно экологического, по А. П. Шенникову (1948), или физиологического, по Элленбергу (Ellenberg, 1953), оптимума. Ввиду того что условия нивальных и субнивальных местообитаний в нижней и средней частях горно-тундрового поясов, где обитает бóльшая часть видов трав, не являются контрастными, а различия мезофитов по структурным характеристикам листьев невелики, пигментные характеристики листьев у растений этих экотопов оказываются сходными по диапазонам содержания хлорофилла и по проценту встречаемости видов в разных по содержанию хлорофилла группах.

Экотопологические различия видов растений нивальных и субнивальных местообитаний проявились в другом — в различных характере и степени коррелятивных связей между пигментными и структурными характеристиками листьев. В самом деле, для растений субнивальных местообитаний характерна близкая к линейной связь между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{сух}$ и содержанием воды в листе и обратная — с величиной $УППЛ_{сух}$. Для растений нивальных местообитаний такие связи не характерны. В работе показано, что им свойственны обратная связь между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{сыр}$ и содержанием воды в листе, а также прямая корреляция между содержанием хлорофилла в расчете на $S_л$ и $УППЛ_{сыр}$.

Эти корреляции, по всей вероятности, — не что иное, как отражение градиентов условий местообитания в горной тундре, и в первую очередь условий увлажнения почвогрунтов, которые в горной тундре не могут быть однородными. Эти градиенты находят отражение в структуре листьев мезофитов, которые, как известно, обладают широкими модификационными возможностями (Антипов, 1971). В субнивальном экотопе градиент направлен от условий периодически возникающей физической сухости до нормальных, не ограничивающих процесс транспирации, а в нивальном экотопе постепенное дальнейшее увеличение влажности почвы приводит к эконишам с периодически возникающим избыточным увлажнением. Поэтому субнивальным местообитаниям свойственны мезофиты, наделенные в разной степени ксероморфными признаками, а нивальным — мезофиты, наделенные в разной мере гидроморфными признаками.

Таким образом, травы субнивальных и нивальных местообитаний не различаются по проценту встречаемости видов в разных диапазонах содержания хлорофилла в расчете на $M_{сух}$, потому что реальные условия занимаемых микрониш не всегда соответствуют их физиологическому оптимуму. Но каждому из рассматриваемых экотопов соответствует экологический ряд видов с определенными коррелятивными связями между пигментными характеристиками и элементами структуры листа, так как при адаптации трав к условиям микрониш структурные характеристики их листьев модифицируются в соответствии с градиентами этих экотопов, но, разумеется, в пределах норм реакций, характерных для отдельных видов.

Коррелятивные связи, свойственные травам нивальных местообитаний, установлены в ритмологических группах и, по всей вероятности, являются результатом количественного преобладания этих растений в каждой из них. Более высокие коэффициенты корреляции у летнезеленых видов по сравнению с летне-зимнезелеными являются, по-видимому, результатом значительно большей биологической однородности первой группы по сравнению со второй.

Что касается коррелятивных связей между пигментными фракциями, то, согласно полученным данным, они всегда имеют место, если градиент по содержанию хлорофилла в группе видов достаточно высок.

Подытоживая полученные данные в целом, приходим к выводу о том, что для горно-тундровых трав наиболее характерной является обратная связь между содержанием хлорофилла в расчете на $M_{сыр}$ и содержанием воды в листе.

По содержанию хлорофилла в расчете на $M_{сух}$ обнаружена экологическая чувствительность видов (дифференцирующихся по этой величине) либо при сравнении видов из контрастных экотопов с напряженным экологическим режимом (виды рода *Saxifraga*), либо у трав, растущих в условиях субнивального экотопа, либо при сопоставлении контрастных жизненных форм, таких как хамефиты и гемикриптофиты. К сожалению, группа трав-хамефитов (4 вида) слишком малочисленна по сравнению с гемикриптофитами (20 видов), т. е. группы слишком неравноценны, для того чтобы высказать какие-либо окончательные суждения о связи между этими типами жизненных форм и пигментными характеристиками листьев. Такого рода исследование теперь по завершении экологического анализа содержания пигментов как в листьях горно-тундровых кустарничков, хамефитов (Корнюшенко, Соловьева, 1992), так и в листьях горно-тундровых трав, преимущественно гемикриптофитов, представляется вполне реальным и необходимым. Но это сопоставление — предмет отдельной статьи.

В заключение выражаем искреннюю благодарность Тамаре Георгиевне Полозовой за ценные консультации и помощь в работе по определению жизненных форм у изученных трав.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин Н. А., Качурин М. Х., Коровкин А. А. Материалы по растительности центральной и западной частей Кольского полуострова // Тр. Совета по изучению производительных сил. Сер. Кольская. 1936. Вып. 11. 93 с.

Андреев В. Н. Типы тундр Запада Большой Земли // Тр. Бот. музея АН СССР. Л., 1932. Вып. XXV. С. 121—268.

Антипов Н. И. К вопросу об эволюции мезофитов, гигрофитов и ксерофитов // Физиология засухоустойчивости растений. М., 1971. С. 247—279.

Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. бот. 1915. Т. 8. С. 3—331.

Герасименко Т. В., Попова И. А., Гаген М. Т. Содержание хлорофилла и фотосинтез у растений о. Врангеля в течение их вегетации // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1085—1102.

Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М. К характеристике фотосинтетического аппарата и фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 669—679.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 204 с.

Горышина Т. К., Киселева Т. М. Об экологической лабильности фотосинтетического аппарата листа у некоторых кустарничков и трав елового леса // Вестн. ЛГУ. 1982. № 3. С. 31—37.

Иванов Л. А. Солнечная радиация как экологический фактор // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1928. С. 346—368.

Казакевич Л. И. Материалы к биологии растений Юго-Востока // Изв. Саратовской обл. опытн. станции. 1922. Т. 3. Вып. 3-4. С. 3—26.

Корнюшенко Г. А. Сравнительное изучение содержания пигментов у полизональных видов растений горной тундры Хибин и Ленинградской области // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 71—72.

Корнюшенко Г. А. Актуальные вопросы экологического изучения пластидных пигментов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 921—931.

Корнюшенко Г. А., Соловьева Л. В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 55—77.

Корчагин А. А. Об основных понятиях тундроведения // Сов. ботаника. 1933. № 2. С. 67—73.

Литвин Ф. Ф., Звалинский В. И. К теории хроматической и нехроматической адаптации фотосинтеза // Усп. совр. биол. 1983. Т. 95. Вып. 3. С. 339—357.

Лукьянова Л. М. О содержании пигментов пластид в листьях растений Хибин // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1246—1255.

Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Пономаренко Т. Н., Политова Н. Ю. Пигментный аппарат листьев растений разных растительных поясов Хибинских гор // Ботанические исследования за Полярным кругом. Кировск, 1990. С. 107—135.

Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений // Зап. Академии Наук. СПб., 1916. Сер. 8. Вып. 33. С. 1—247.

Любименко В. Н. К теории приспособления растений к свету // Сов. ботаника. 1935. № 6. С. 5—18.

Любименко В. Н., Бриллиант В. А. Окраска растений. Растительные пигменты. Л., 1924. 280 с.

Мишкин Б. А. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.—Л., 1953. 114 с.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений Таймырского стационара // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 114—147.

Попова О. Ф., Попова И. А., Матвеева Н. В., Маслова Т. Г. Пигментные комплексы в арктических и бореальных популяциях широко распространенных видов растений // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин, 1984. С. 145—150.

Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 115—139.

Похилько А. А. Жизненные формы высших сосудистых растений, произрастающих в различных поясах Хибинских гор. Л., 1987. С. 3—9.

Слемнев Н. Н. Фитоценотические аспекты фотосинтетической деятельности на примере степных растений восточного Хангая // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 460—472.

Серебряков И. Г. Ритм сезонного развития растений Хибинских тундр // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 5. С. 78—97.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. А. Жизненные формы покрытосемянных и их эволюция в отдельных систематических группах // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 9. С. 1321—1326.

Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры // Растительный покров СССР. Т. 1. М.—Л., 1956. С. 61—139.

Тихомиров Б. А. К происхождению лугового типа растительности в Арктической Евразии // Сб. науч. работ Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова. Л., 1945. С. 157—179.

Тихомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.—Л., 1963. 154 с.

Шенников А. П. Географический и биологический методы в геоботанике // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 1. С. 3—12.

Drude O. Pflanzengeographishe Ökologie. Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmetoden. Abt. XI. Teil V. 1932. S. 1—56.

Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselbe Pflanzenarten // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1953. Bd 65. S. 350—361.

Raunkiaer C. The life form of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Šesták Z. Photosynthesis during leaf development. Praga, 1985. 396 p.

Sonesson M., Callaghan T. V. Strategies of survival in plants of the Fennoscandian tundra // Arctic. 1991. Vol. 44. N 2. P. 95—105.

Tieszen L. L. Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses // Amer. Midl. Naturalist. 1970. Vol. 83. N 1. P. 238—253.

Warming E., Graebner P. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3, Aufl. Berlin, 1918. 988 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 18 X 1993

SUMMARY

The results of taxonomical, ecological and botanical-geographical analysis of pigment (chlorophyll and carotenoids) characteristics in leaves of 24 species of herbs in the Khibini Mountains tundra are presented. It is shown, that the genetical and modificational variability of the pigment characteristics have different phenomenology. The related species (at the levels of genus, tribe and subfamily) have similar values of pigment content per unit of fresh mass irrespective of their habitats. Alternatively the pigment content calculated per unit of dry mass and per leaf area unit depends on the habitats. In ecological groups, on the contrary, the species of dry and wet habitats have different values of pigment content when calculated per unit of fresh mass and similar ones when expressed per unit of dry mass. There is a correlation between the pigment concentration and the structure of leaf (the water content and the specific density of leaf), but the character and degree of this correlation are different in various groups. The informative significance of the data are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.9(571.651) : 582.343
© 1994

О. М. Афонина

ЗАМЕТКИ О МХАХ ЧУКОТКИ. 1. ВИДЫ РОДА *POHLIA* (*BRYACEAE*) С ВЫВОДКОВЫМИ ПОЧКАМИ

O. M. AFONINA. NOTES ON MOSSES OF CHUKOTKA. 1. PROPAGULIFEROUS SPECIES OF THE GENUS *POHLIA* (*BRYACEAE*)

Приведены данные о распространении на Чукотке 7 видов рода *Pohlia* с выводковыми почками, для 2 из них — *P. andrewsii* и *P. beringiensis* — даны диагнозы и рисунки.

В настоящее время для территории России известно 9 видов из рода *Pohlia* Hedw., вегетативное размножение у которых осуществляется выводковыми почками, расположенными в пазухах листьев: *Pohlia andalusica* (Hoehnel) Broth. [= *P. rothii* auct. non (Corr. ex Limpr.) Broth.], *P. annotina* (Hedw.) Lindb., *P. beringiensis* Shaw, *P. bulbifera* (Warnst.) Warnst., *P. camptotrachela* (Ren. et Card.) Broth., *P. drummondii* (C. Muell.) Andrews, *P. filum* (Schimp.) Mårt. [= *P. gracilis* (Schleich. ex B. S. G.) Lindb., *P. rothii* (Corr. ex Limpr.) Broth.], *P. proligera* (Kindb. ex Breidl.) Lindb. ex H. Arn. Все эти виды, за исключением *P. camptotrachela*, произрастают в Арктике (Игнатов, Афонина, 1992).

До недавнего времени при обработке арктических коллекций возникали трудности в определении видов рода *Pohlia* с прозрачными оранжевыми выводковыми почками, которые собраны по 1—3 в пазухах листьев. Чаще всего такие растения идентифицировались как *P. camptotrachela* или как *P. annotina* либо *P. bulbifera*. Именно один такой образец с Чукотского п-ова, определенный ранее мной как *P. camptotrachela*, был изучен д-ром G. Nordhorn-Richter и переопределен как *P. andrewsii* J. Shaw. На основании этого данный вид впервые был приведен для русской Арктики (Афонина, 1989).

Несколько позже арктический материал по этой группе, хранящийся в бриологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова в С.-Петербурге (LE), был критически пересмотрен И. В. Чернядьевой и М. С. Игнатовым. Ими было установлено, что бóльшая часть образцов, определенных как *P. camptotrachela*, есть не что иное, как *P. andrewsii* (Czernyadjeva, Ignatov, 1991). Таким образом, все указания на *P. camptotrachela* для Арктики следует считать ошибочными; в высоких широтах этот вид замещается *P. andrewsii* — видом, который был описан A. Shaw (1981) из Северной Америки и который, как теперь установлено, довольно часто встречается в арктических регионах и имеет циркумполярное распространение.

При ревизии чукотского материала по группе видов из рода *Pohlia* с выводковыми почками также были внесены некоторые коррективы в опубликованные ранее сведения (Афонина, 1989). Для Чукотки в настоящее время известно 7 видов из этой группы. Наиболее распространенными и часто встречающимися являются *P. andrewsii*, *P. proligera* и *P. drummondii* (рис. 1, *1—3*).

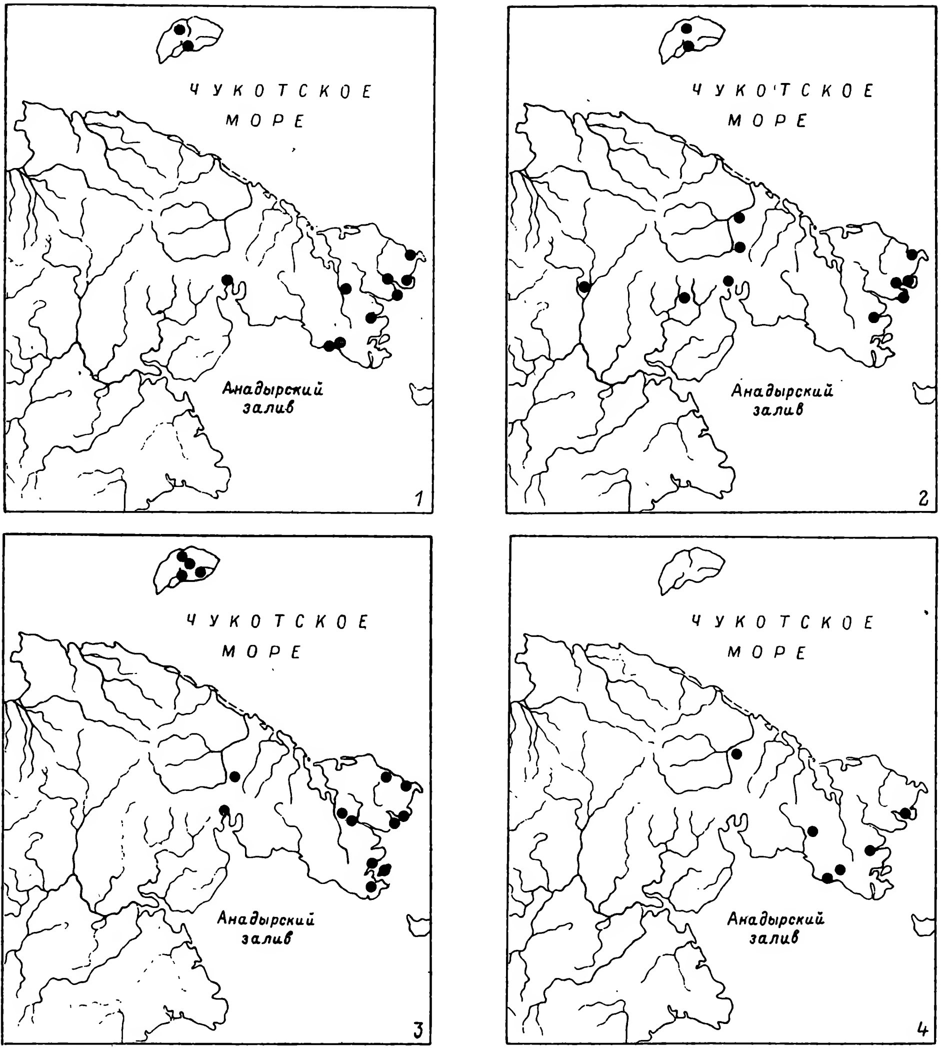


Рис. 1. Распространение видов рода *Pohlia* на Чукотке.

1 — P. andrewsii, 2 — P. proligera, 3 — P. drummondii, 4 — P. filum.

Поскольку диагноз и рисунок *P. andrewsii* отсутствуют в отечественной литературе, будет полезным привести их здесь.

Pohlia andrewsii J. Shaw, 1981, Bryologist, 84 : 70—74.

Растения довольно крупные, образуют изолированные дерновинки. Стебель 1—1.5(3.6) см выс., вверху зеленый или красноватый, внизу темно-красный до бурого; листья желтовато-зеленые с металлическим блеском, как у *P. cruda* (Hedw.) Lindb., прямые до отстоящих, слегка извитые и килеватые, 0.6—2.0 мм дл. и 0.3—0.4 мм шир., ланцетные до широколанцетных, заостренные; верхние клетки листа прямоугольные или ромбические, иногда червеобразные, 33—95 мкм дл. и 6—11 мкм шир., тонкостенные; выводковые почки обычно собраны в пазухах листьев, у слабых растений они удлиненные, а на коротких компактных стеблях более округлые, 50—165 мкм дл., редко их длина превышает ширину более чем в 3 раза, молодые выводковые почки бледноватые, а зрелые прозрачные, оранжевые до красных, с 1—5 слабо развитыми рудиментарными листочками, возникающими на верхушке почки как клиновидные

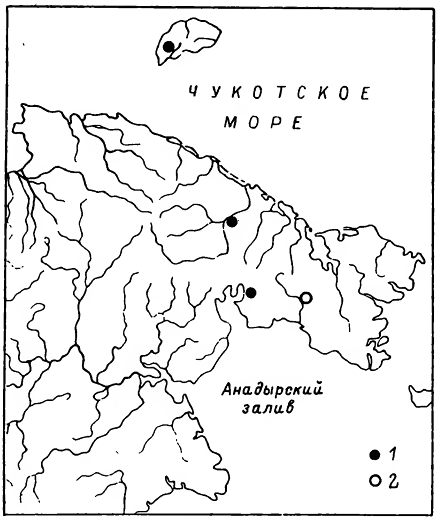


Рис. 2. Распространение на Чукоте *Pohlia bulbifera* (*1*) и *P. andalusica* (*2*).

(peglike) выросты. Спороносит редко; ножка коробочки 1.5—3.0 см дл., оранжево-красная до красной, коробочка слабо наклоненная, 1.5—3.0 мм дл., грушевидная; споры 14—23 мкм. (См. таблицу-вклейку, *1*—*9*).

Довольно часто на Чукотском п-ове встречается *P. filum* (рис. 1, *4*). Б. Н. Городковым (1958) этот вид приводится для о-ва Врангеля, но образец, хранящийся в нашем гербарии, содержит скудный материал, на основе которого трудно подтвердить определение.

Редким видом на Чукотке является *P. bulbifera* (рис. 2, *1*). Этот вид был собран 1 раз на полуострове в районе 174-го км трассы Эгвекинот—Иультин в долине р. Амгуэмы и 1 раз на о-ве Врангеля в среднем течении р. Неожиданной А. И. Пуляевым (Пуляев, Афонина, 1989). Таким же редким видом, собранным всего 1 раз на Чукотском п-ове в среднем течении р. Эргувеем, является *P. andalusica* (рис. 2, *2*).

Особый интерес в чукотской коллекции представляли 2 образца, которые отличались по внешнему облику от всех других видов рода *Pohlia*. Эти растения имели характерную окраску — красный стебель, бледно-зеленые листья, напоминающие по цвету листья *P. wahlenbergii*, и крупные ярко-красные выводковые почки. По этим признакам и по морфологии выводковых почек материал был отождествлен с *P. beringiensis*. Это определение было подтверждено Shaw (1982), описавшим этот вид по собственным сборам с Аляски. Пользуясь случаем, выражаю д-ру A. J. Shaw искреннюю признательность за оказанную помощь. Далее приводятся диагноз и рисунок этого вида.

Pohlia beringiensis Shaw, 1982, Contr. Univ. Michigan Herb. 15 : 260.

Стройные тонкие бледно-зеленые растения, растущие рассеянно в виде мелких дернинок. Стебель 3—8 мм выс., прямостоячий, ярко-красный; листья прямые, черепитчато расположенные, 0.9—1.6 мм дл. и 0.3—0.6 мм шир., узколанцетные, постепенно заостренные, с плоскими тонкозубчатыми краями; жилка сильная, у нижних листьев в основании красноватая, 0.32—0.40 мм шир., оканчивается ниже верхушки листа. Клетки пластинки листа тонкостенные, линейноромбоидальные до червеобразных, 60—100 мкм дл. и 6—10 мкм шир.; вдоль края листа клетки несколько длиннее и у́же. Выводковые почки пазушные, одиночные, округло-яйцевидные, непрозрачные, 500—700 (1000) мкм дл. и 320 мкм шир., интенсивно красные, с 3—6 широкими сформированными бледно-зелеными листочками на верхушке примордия. Гаметангии и спорогоны неизвестны. (См. таблицу-вклейку, *10*—*17*).

Shaw (1981) первоначально рассматривал *P. beringiensis* как разновидность *P. drummondii*, при этом отмечал, что растения имеют очень бледные листья и контрастирующие с ними ярко-красные выводковые почки. Именно такая окраска позволяет легко отличать *P. beringiensis* от других видов рода *Pohlia* с выводковыми почками. Кроме собственных сборов с Аляски, на основании которых был описан этот вид, Shaw изучил сборы W. Steere также с Аляски (оз. Lake Liberator) и сборы Л. В. Бардунова с Алтая (хр. Курайский).

На Чукотке *P. beringiensis* был собран 2 раза: 1) на Чукотском п-ове в окр. пос. Янракыннот, 28 VII 1976; 2) на о-ве Врангеля в бухте Сомнительной,

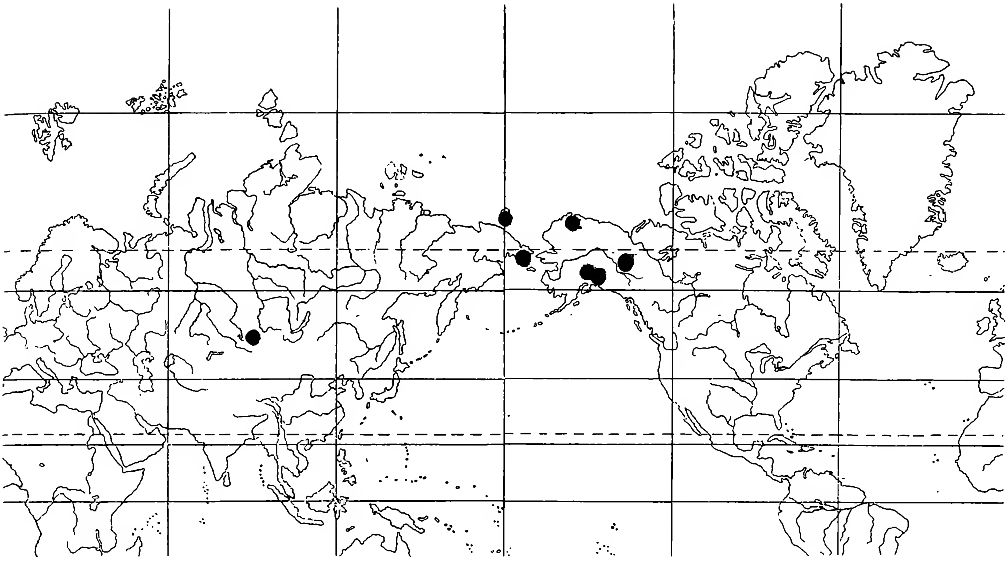


Рис. 3. Распространение *Pohlia beringiensis* (по: Shaw (1982), дополнено новыми данными нахождения вида на Чукотке).

23 VIII 1985. И в том, и в другом случае мох рос на каменистом склоне, на мелкоземе среди камней с такими видами, как *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. B., *Psilopilum laevigatum* (Wahlenb.) Lindb., *Conostomum tetragonum* (Brid.) Lindb., *Dicranella* sp. Таким образом, ареал *P. beringiensis* охватывает Аляску, Чукотку и имеет островной участок ареала на Алтае (рис. 3).

P. beringiensis и *P. andrewsii* — виды, недавно обнаруженные на территории России, и, вероятно, их ареалы пока что недостаточно хорошо выявлены. Надо надеяться на то, что проводимые в настоящее время региональные бриофлористические исследования позволят уточнить распространение этих видов на нашей территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонина О. М. Список листостебельных мхов Чукотского полуострова // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 5—29.

Городков Б. Н. Почвенно-растительный покров острова Врангеля // Растительный покров Севера и его освоение. М.—Л., 1958. С. 5—58.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Moscow, 1992. С. 1—85.

Пуляев А. И., Афонина О. М. К флоре листостебельных мхов юго-западной части острова Врангеля // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М., 1989. С. 106—113.

Czernyadjeva I. V., Ignatov M. S. Pohlia andrewsii J. Shaw in the U. S. S. R. // J. Bryol. 1991. Vol. 16. P. 581—587.

Shaw A. J. Pohlia andrewsii and *P. tundrae*, two new arctic-alpine propaguliferous species from North America // Bryologist. 1981. Vol. 84. P. 65—74.

Shaw J. Pohlia Hedw. (Musci) in North and Central America and the West Indies // Contr. Univ. Michigan Herb. 1982. Vol. 15. P. 219—295.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 VII 1993

SUMMARY

The information about distribution of 7 species of propaguliferous *Pohlia* in Chukotka is presented. Descriptions and illustrations of two species (*P. andrewsii* and *P. beringiensis*) are provided.

УДК 581.8 : 581.47 : 582.542.2 © Бот журн., 1994 г., т. 79, № 2

М. С. Новоселова

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЛОДОВ ВИДОВ РОДА *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*)

M. S. NOVOSELOVA. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF FRUITS *ERIOPHORUM* (*CYPERACEAE*)

Проведено сравнительно-анатомическое исследование перикарпия и семенной кожуры у 22 из 25 известных видов рода *Eriophorum*, у 10 из них исследован также эндосперм. Анатомические признаки плодов очень однообразные и не могут быть использованы в целях таксономии рода.

Изучение анатомического строения плодов видов рода *Eriophorum* L., в частности перикарпия и семенной кожуры, было предпринято с целью поиска признаков, полезных при решении вопросов классификации и филогении этого рода.

Данные по анатомии плодов *Eriophorum* имеются только в работе S. Marek (1958), который исследовал 5 видов — *E. gracile* Koch, *E. latifolium* Hoppe, *E. polystachion* L., *E. scheuchzeri* Hoppe, *E. vaginatum* L. Наибольшее внимание им было уделено строению перикарпия.

Нами исследовано строение перикарпия и семенной кожуры у 22 из 25 известных в роде *Eriophorum* видов; у 10 видов изучено строение эндосперма.

Материалы и методика

Список рассмотренных видов приведен в таблице; большинство из них встречается на территории России.

Для получения срезов плоды помещали в размягчающую смесь спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1), в которой выдерживали не менее 2 недель. Срезы (поперечные) делали бритвой от руки в средней части плода или (поперечные и продольные) на замораживающем микротоме, окрашивали спиртовым раствором флороглюцина с HCl для выявления одревеснения оболочек, раствором йод—калий—йод для выявления крахмала в семени и водным раствором эозина для выявления белка в семени, после чего помещали в глицерин. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Плод пушиц мелкий (2—3.5 мм дл., 0.5—1.5 мм шир.), односемянный, обычно трехгранный, иногда четырехгранный (часто у *E. scheuchzeri*) или двояковыпуклый (иногда у *E. chamissonis*) в зависимости от числа плодолистиков, образующих гинецей. Многочисленные щетинки околоцветника, значительно удлиняясь, остаются при плодах. Р. Е. Левина (1987) характеризует плод осоковых как верхнюю семянку.

Перикарпий твердый, состоит из 3 четко выраженных зон — экзокарпия, мезокарпия и эндокарпия, которые у всех изученных видов имеют общий план строения (табл. I, *1*).

Экзокарпий представлен 1 слоем крупных клеток прямоугольной формы на поперечном срезе и полигональной — на парадермальном (табл. I, *2*). Клетки экзокарпия имеют тонкую кутикулу. В каждой клетке на внутренней периклинальной стенке расположено кремнеземное тело. Экзокарпий занимает на поперечном срезе около 1/3 ширины перикарпия.

Мезокарпий состоит из 2—3 слоев удлиненных склеренхимных элементов с сильно утолщенными оболочками, снабженными порами. Поровые каналы ориентированы перпендикулярно длинной оси клетки, поэтому хорошо заметны только на продольных срезах. Немногочисленные косо ориентированные каналы иногда видны и на поперечных срезах. Клетки мезокарпия имеют полигональную форму на поперечном срезе, веретеновидную с заостренными концами — на продольном (табл. I, *3*). Склеренхимные элементы мезокарпия ориентированы вдоль продольной оси плода. На поперечном срезе мезокарпий занимает около 1/3 ширины перикарпия. В мезокарпии проходят проводящие пучки. Они сосредоточены в ребрах плода и их число соответствует числу ребер. В зоне локализации проводящего пучка количество слоев мезокарпия увеличивается до 4—6 (табл. I, *4*).

Эндокарпий представлен 1 слоем сильно вытянутых волокнообразных клеток с толстыми оболочками. По структуре они почти идентичны клеткам мезокарпия, но всегда ориентированы перпендикулярно им и соответственно продольной оси плода. На поперечном срезе элементы эндокарпия имеют вид значительно удлиненных клеток, суживающихся на концах. На продольном срезе они большей частью прямоугольной формы. В зоне проводящего пучка клетки эндокарпия располагаются обычно в 2 слоя, заходя друг за друга заостренными концами. Здесь они, как правило, с расширенными полостями (табл. I, *4*).

Оболочки клеток перикарпия одревесневают, но незначительно. Степень одревеснения несколько сильнее у внутренних слоев. Оболочки клеток перикарпия пропитаны бурыми пигментами. Распределение их в толще перикарпия у разных видов неодинаковое. Нами выявлено 4 типа локализации пигментов в перикарпии (см. таблицу): 1 — пигменты распределены более или

Локализация пигментов в перикарпии видов рода *Eriophorum*

Виды	Тип локализации
E. altaicum Meinsh.	1
E. brachyantherum Trautv. et Mey.	1
E. callitrix C. A. Mey.	1
E. chamissonis C. A. Mey.	3
E. comosum Nees	2
E. coreanum Palla	3
E. crinigerum (A. Gray) Beetle	1
E. gracile Koch	1
E. humile Turcz. ex Steud.	1
E. japonicum Maxim.	2
E. latifolium Hoppe	4
E. mandshuricum Meinsh.	1
E. microstachyum Boeck.	2
E. polystachion L.	3
E. russeolum Fries	2
E. scheuchzeri Hoppe	1
E. spissum Fern.	3
E. tenellum Nutt.	3
E. triste (Th. Fries) Hadač et A. Löve	3
E. vaginatum L.	4
E. virginicum L.	4
E. viridicarinatum Fern.	3

менее равномерно; 2 — пигменты сосредоточены главным образом в наружных слоях; 3 — пигменты сосредоточены главным образом во внутренних слоях; 4 — пигменты сосредоточены в наружных и внутренних слоях.

Семя пушиц в перикарпии лежит свободно, заполняя всю его полость. Форма семени соответствует форме плода.

Семенная кожура зрелого семени очень тонкая и состоит из 2 слоев (табл. II, *1*). Наружный слой семенной кожуры образован сильно деформированными клетками. Их антиклинальные и внутренние периклинальные стенки несколько утолщены по сравнению с наружными периклинальными, которые прогибаются в полость клетки, образуя неровную поверхность семени. Нередко наружные периклинальные стенки внешнего слоя семенной кожуры отделяются от антиклинальных. Клеточные оболочки пропитаны бурыми пигментами. На парадермальном срезе клетки наружного слоя семенной кожуры имеют прямоугольную форму и сильно вытянуты вдоль продольной оси плода (табл. II, *2*). Внутренний слой семенной кожуры представляет собой тонкую бесструктурную пленку, не имеющую клеточного строения.

Эндосперм обильный, занимает 3/4 объема семени. Клетки наружного (алейронового) слоя кубические, содержат белок и, по данным А. Г. Вовк (1985), липиды. Остальные клетки эндосперма более крупные, полигональные, ближе к периферии семени несколько вытянутые в радиальном направлении. В них содержатся крахмал и белок. Содержание белка возрастает в направлении к халазальному полюсу семени. Алейроновые зерна имеют многоугольную форму и по размерам несколько превышают крахмальные, последние округлой формы и локализованы преимущественно около клеточных стенок (табл. II, *1*).

Обсуждение результатов

Перикарпий изученных видов пушиц имеет одинаковое строение, что не позволяет различать не только виды и секции, но и подроды. Этот вывод согласуется с данными Marek (1958). Заметим, что у других родов сем. *Cyperaceae*, например у *Carex* L. (Егорова, Трифонова, 1986), строение перикарпия в некоторых случаях может служить таксономическим признаком на уровне вида, секции и подрода. Распределение пигментов по слоям перикарпия, хотя и варьирует в пределах рода *Eriophorum*, не связано с другими морфологическими признаками, на основании которых делается вывод о степени родства видов. Так, например, близкородственные виды *E. russeolum* и *E. chamissonis* имеют разные типы локализации пигментов в перикарпии, а *E. polystachion* и *E. spissum*, относящиеся к разным подродам, — один и тот же тип. В то же время одинаковый тип локализации пигментов в перикарпии могут иметь близкородственные виды, например *E. brachyantherum* и *E. callitrix*, а виды из разных подродов, например *E. latifolium* и *E. altaicum*, — разные типы. Поэтому мы можем сделать вывод, что признаки анатомического строения перикарпия не могут быть использованы в целях систематики рода.

Признаки строения семенной кожуры и эндосперма также очень однообразны. Следует отметить, что в литературе нет данных о развитии семенной кожуры у *Eriophorum*, но они имеются (Shah, 1968; Вовк, 1985) для некоторых других представителей семейства осоковых (*Bulbostylis barbata* Kunth, *Carex wallichiana* Prescott ex Nees, *Cyperus niveus* Retz., *Kyllinga triceps* Rottb., *Carex hirta* L.): наружный слой семенной кожуры образован у них наружной эпидермой наружного интегумента, а внутренний — внутренней эпидермой внутреннего интегумента.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность Т. А. Федотовой (лаборатория морфологии БИН РАН) за помощь при проведении исследования и в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вовк А. Г. Семейство *Cyperaceae* // Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Л., 1985. Т. 1. С. 163—166.

Егорова Т. В., Трифонова С. Н. Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры у видов рода *Carex* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой и филогенией рода // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1594—1605.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Marek S. Studia nad anatomia owoców europejskich rodzajów podrodzin: *Scirpoideae* Pax, *Rhynchosporoideae* Aschers. et Graebner i częsci *Caricoideae* Pax // Monogr. Bot. (Warszawa). 1958. Vol. 6. S. 151—177.

Shah C. K. Development of pericarp and seed coat in the *Cyperaceae* // Nat. Canad. 1968. Vol. 95. N 1. P. 39—48.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 23 VII 1993

SUMMARY

The comparative analysis of pericarp and seed coat anatomy in 23 species of the genus *Eriophorum* L. is presented; in 10 species endosperm has also been explored. Anatomical characters of fruits are similar and can not be applied for the taxonomy of the genus.

УДК 582.52/59.4

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

М. Я. Асатрян

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И МОРФОГЕНЕЗ ЛУКОВИЦ РОДОВ *VALLOTA* И *CYRTANTHUS* (*AMARYLLIDACEAE*)

M. Ya. ASATRYAN. MORPHOLOGICAL FEATURES AND MORPHOGENESIS OF THE BULBS OF GENERA *VALLOTA AND CYRTANTHUS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Изучены особенности строения и развития представителей родов *Vallota* и *Cyrtanthus*. Выявлен ряд новых признаков, позволяющих пересмотреть вопрос о положении *Vallota* в сем. *Amaryllidaceae*.

Род *Vallota* Herb. — эндемик Капской провинции, относится к сем. *Amaryllidaceae*. Объем рода до сих пор точно не определен. Большинство ботаников считают род монотипным (Herbert, 1821; Baker, 1888, 1896; Heywood, 1979; Drysdale, 1986), но H. Traub (1963) в своей монографии по амариллисовым приводит 2 вида — *Vallota purpurea* Herb. и *Vallota guthriae* L. Bolus.

Спорно и положение рода в семействе. Одни авторы признают род *Vallota* самостоятельной структурной единицей, но включают его в разные трибы: *Amaryllideae* (Baker, 1888; Engler, 1924), *Crineae* (Riley, 1963; Hutchinson, 1973), *Cyrtantheae* (Traub, 1963; Melchior, 1964; Werner, 1983), *Haemantheae* (Dahlgren et al., 1985). Другие исследователи самостоятельность рода *Vallota* не признают и включают его в род *Cyrtanthus* Ait. (Dyer, 1939; Traub, 1963; Nordal, 1982; Dahlgren et al., 1985).

В связи с отсутствием единого мнения относительно самостоятельности рода *Vallota* и положения его в сем. *Amaryllidaceae* было проведено сравнительное изучение структурных особенностей луковиц *Vallota purpurea* и нескольких видов рода *Cyrtanthus*.

Материал и методы исследования

Исследования проводили на живых растениях, взятых из коллекционных фондов Института ботаники АН Армении. В закрытом грунте ботанического сада этого института род *Cyrtanthus* представлен 5 видами: *C. attenuatus* Dyer, *C. mackenii* Hook f., *C. macowani* Baker, *C. ochroleucus* (Herb.) Burch. ex Steud., *C. parviflorus* Baker.

Сравнительный морфологический анализ проведен методом препарирования луковиц (Артюшенко, 1970). Чешуи постепенно одна за другой удаляли с луковицы до почки возобновления. Учитывали боковые почки в пазухах чешуй, подсчитывали отмершие цветоносы, вновь заложившиеся цветоносы и степень развитости последних. Анализировали состояние верхушечной почки возобновления (число чешуй, листьев и цветоносов).

Результаты и их обсуждение

Краткие итоги исследований морфолого-анатомических и биологических особенностей видов родов *Vallota* и *Cyrtanthus* обобщены в двух статьях (Асатрян, 1985, 1989а).

В строении луковиц у видов обоих родов имеются некоторые черты сходства и различия. Так, в луковицах у обоих родов сразу за чешуями с замкнутым основанием закладывается чешуя с незамкнутым основанием — фертильный лист, который характерен для большинства амариллисовых. За фертильным листом у основания цветоноса закладываются по 2 (*Vallota purpurea*) или 2—3, очень редко 4 (виды рода *Cyrtanthus*) низовые незамкнутые чешуи шиловидной формы (см. рисунок). Однако такие чешуи у видов рода *Cyrtanthus* достигают 2.5, а у *Vallota purpurea* — 12 см дл.

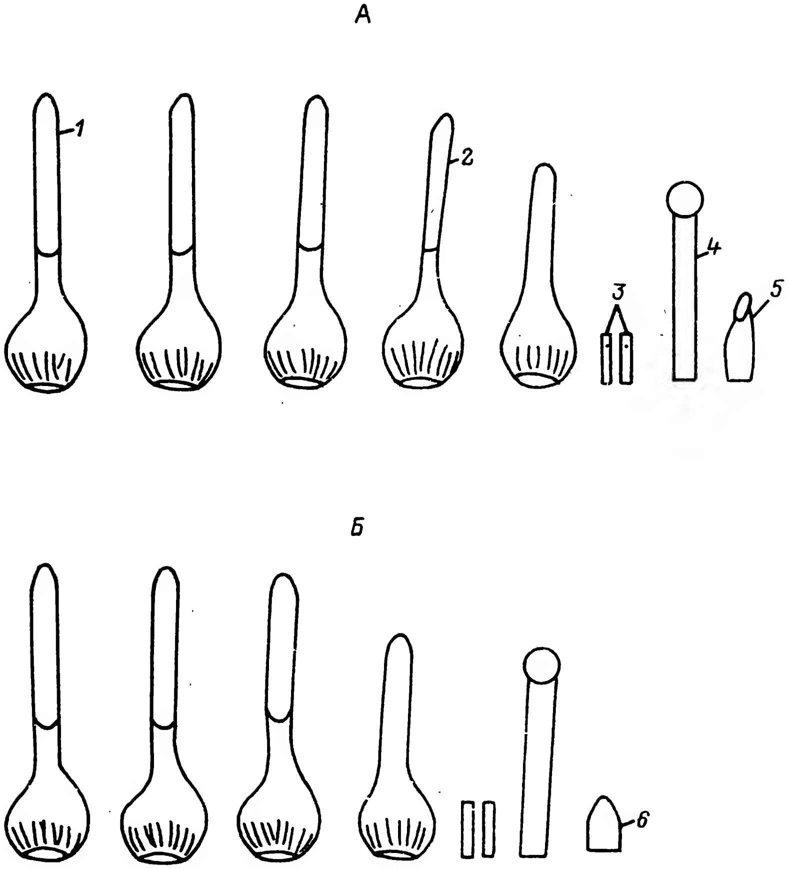
Роды *Vallota* и *Cyrtanthus* различаются также по макроморфологическим признакам и развитию луковиц. По нашим наблюдениям и по литературным данным (Baker, 1888, 1896; Dyer, 1939; Nordal, 1979, 1982), большинство представителей рода *Cyrtanthus* имеют мелкие луковицы, от 2 до 5 см в диам. У *Valllota purpurea* луковицы 5—9 см в диам. (Асатрян, 1989а). У видов рода *Cyrtanthus* цветонос достигает 45—50, а у *Vallota* — 50—80 см выс. (Асатрян, 1989а). Листья у видов *Cyrtanthus* имеют до 1, а у *Vallota* — 2.5—3.5 см шир. Узкие, трубчатые, среднего размера цветки почти у всех видов рода *Cyrtanthus* имеют плавно изогнутую трубку; крупные (6—10 см), с длинной трубкой цветки *Vallota* прямостоячие.

Изученные роды различаются по количеству листовых серий в луковице и по числу чешуй в них. Так, число полных листовых серий у *Vallota* равно 4—5, число чешуй с замкнутым основанием — 4 в каждой листовой серии, тогда как у видов *Cyrtanthus* полных листовых серий 2—3, а чешуй с замкнутым основанием — 3 (см. рисунок). Кроме того, у *Vallota* сразу за цветоносом закладывается низовая, замкнутая, узкоцилиндрической формы мясистая чешуя, тогда как у *Cyrtanthus* после цветоноса закладывается низовая, незамкнутая, почти пленчатая чешуя конической формы (см. рисунок).

При изучении морфогенеза луковиц *Vallota* от посева семян до цветения мы обратили внимание на ряд особенностей, по которым наблюдается различие между родами: время заложения цветочной почки, продолжительность развития соцветия от момента заложения до цветения, число заложившихся боковых луковиц.

К концу 2-го года развития после посева семян у *Vallota purpurea* закладывается зачаток 1-го соцветия. Цветение наступает через 1.5—2 года после заложения цветочной почки. У видов *Cyrtanthus* цветочная почка тоже закладывается в конце 2-го года, но цветение наступает раньше, через 9—12 мес.

Изученные роды различаются по количеству и способу заложения боковых луковиц. *Vallota purpurea* отличается высокой интенсивностью формирования луковиц-деток. По нашим наблюдениям (Асатрян, 1989б), во взрослой луковице число заложенных деток варьирует от 3 до 7, при этом они находятся на



Строение полной листовой серии *Vallota purpurea* (*А*) и *Cyrtanthus parviflorus* (*Б*).

1 — чешуя с замкнутым основанием, *2* — чешуя с незамкнутым основанием, *3* — шиловидная низовая чешуя, *4* — цветонос, *5* — низовая замкнутая чешуя узкоцилиндрической формы, *6* — низовая незамкнутая чешуя конической формы.

разных стадиях развития. Число ежегодно образующихся деток на взрослой луковице довольно часто равняется числу листьев в листовой серии. Молодые луковички 1.5 см в диам., с 4 чешуями, в свою очередь образуют боковые луковички. В результате у взрослой крупной (6—8 см в диам.) луковицы *Vallota* образуется до 20—30 разновозрастных боковых луковиц-деток. Обращает на себя внимание и весьма своеобразный способ образования деток у *Vallota purpurea*: они развиваются на наружной поверхности влагалищ листьев на небольших столонах.

У видов рода *Cyrtanthus* взрослые луковицы, согласно нашим наблюдениям, образуют 4—6 луковиц-деток, которые закладываются у основания материнской луковицы. Литературных данных об образовании боковых луковиц у видов *Cyrtanthus* мы не имеем.

Большое количество образовавшихся луковиц-деток отличает род *Vallota* не только от рода *Cyrtanthus*, но и от многих других изученных нами амариллисовых (*Clivia* Lindl., *Crinum* L., *Eucharis* Planch., *Hymenocallis* Salisb., *Nerine* Herb.).

Таким образом, нами установлен целый ряд различий в строении и развитии луковиц *Vallota purpurea* и *Cyrtanthus*. При проведении морфологических анализов луковиц самых разных родов мы убедились в том, что строение луковиц для каждого рода характеризуется бóльшим или меньшим постоянством. В связи с этим мы полагаем, что обнаруженные нами различия между *Vallota* и *Cyrtanthus* могут являться показателями самостоятельности рода *Vallota*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т. Амариллисовые (*Amaryllidaceae* Jaume St.-Hilaire) СССР. Л., 1970. 178 с.

Асатрян М. Я. К биологии некоторых представителей родов *Cyrtanthus* Ait. и *Nerine* Herb. // Биол. журн. Армении. 1985. Т. 38. № 5. С. 432—439.

Асатрян М. Я. Морфолого-анатомические и биологические особенности рода *Vallota* Herb. // Биол. журн. Армении. 1989а. Т. 42. № 3. С. 218—224.

Асатрян М. Я. Приемы выращивания *Vallota purpurea* Herb. // Биол. журн. Армении. 1989б. Т. 42. № 3. С. 225—228.

Baker J. G. Handbook of the *Amaryllideae*. London, 1888. 216 p.

Baker J. G. *Amaryllideae* // Flora Capensis. 1896. Vol. 6. P. 242—244.

Dahlgren R. M. T., Clifford H. T., Yeo P. E. The families of the monocotyledons. Berlin, 1985. 520 p.

Drysdale W. T. *Vallota* // Herbertia. 1986. Vol. 42. P. 82—83.

Dyer R. A. A review of the genus *Cyrtanthus* // Herbertia. 1939. Vol. 6. P. 65—105.

Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1924. 420 S.

Herbert W. An appendix. London, 1821. 52 p.

Heywood V. H. Flowering plants of the world. Oxford, 1979. 334 p.

Hutchinson J. The families of the flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. Oxford, 1973. 968 p.

Melchior H. *Liliiflorae* // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Bd 2. S. 513—549.

Nordal I. Revision of the genus *Cyrtanthus* (*Amaryllidaceae*) in East Africa // Norv. J. Bot. Oslo. 1979. Vol. 26. P. 183—192.

Nordal I. Flora of tropical East Africa. *Amaryllidaceae*. Rotterdam, 1982. 30 p.

Riley H. P. Families of flowering plants of Southern Africa. Kentucky, 1963. 269 p.

Traub H. P. The genera of *Amaryllidaceae*. California, 1963. 85 p.

Werner S. Beträge zur Taxonomie der Liliifloren. XIV. Der Umfang der *Amaryllidaceae* // Wiss. Zeitschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, 1983. Math.-Nat. Wiss. R. 32. ig. H. 6. S. 985—1003.

Институт ботаники АН Армении
Ереван

Получено 22 II 1993

SUMMARY

The structure and development of bulbs in the species of *Vallota* and *Cyrtanthus* have been studied. Some new characters important for the revision of *Vallota* position in the *Amaryllidaceae* are revealed.

УДК 581.9(571.511)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

Е. Б. Поспелова, В. Б. Куваев

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ БАССЕЙНА РЕКИ БОЛЬШАЯ БООТАНКАГА (ГОРЫ БЫРРАНГА, ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ТАЙМЫР)

E. B. POSPELOVA, V. B. KUVAEV. THE SUPPLEMENTS TO THE VASCULAR FLORA OF BOLSHAYA BOOTANKAGA RIVER BASIN (BYRRANGA MOUNTAINS, CENTRAL TAIMYR)

Даны дополнения к списку сосудистых растений бассейна р. Бол. Боотанкага, опубликованному ранее (Кожевников, 1992), на основе сборов авторов на той же территории в 1991—1992 гг. В дополнения включено 48 видов и подвидов сосудистых растений.

В 1990—1991 гг. нами было проведено флористическое обследование участка предгорий и горной части хр. Бырранга, охватывающего среднее течение р. Бол. Боотанкага от устья ручья Каньонного до устья р. Левли и высот 546 и 495 м. Левобережье р. Бол. Боотанкага относится к территории государственного заповедника «Таймырский». Работы были частью программы инвентаризации флоры и растительности заповедника. Обработка гербариев проводилась на кафедре геоботаники Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) и в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) при консультациях А. К. Скворцова (*Salicaceae*), Т. В. Егоровой, Ю. Е. Алексеева (*Cyperaceae*); часть сборов определена в БИН РАН Н. Н. Цвелевым (*Poaceae*), Б. А. Юрцевым (*Rosaceae*, *Fabaceae*), М. В. Соколовой и В. В. Петровским (*Caryophyllaceae*, *Papaveraceae*, *Brassicaceae*), Ю. П. Кожевниковым (разные семейства). В составленный по результатам работ список включено 235 таксонов в ранге видов, подвидов и разновидностей; он передан в фонды научного отдела заповедника, как и гербарные материалы. Часть сборов помещена в Гербарий им. Д. П. Сырейщикова биологического факультета МГУ и в Гербарий БИН РАН. Наиболее интересные находки упомянуты в более ранней публикации (Поспелова, 1991): *Oxygrahpis glacialis* (Fisch) Bunge, *Cardamine microphylla* Adams., *Erigeron silenifolius* (Turcz.) Botsch., *Artemisia arctisibirica* Korobkov, *A. sericea* Web. ex Stechm., *Crepis nana* Richards.

В 1991 г. эта же территория была обследована Ю. П. Кожевниковым (БИН РАН); по результатам его работ опубликован список сосудистых растений, включающий в себя 205 видов, некоторые из них имеют подвиды и разновидности (Кожевников, 1992). Однако часть видов, обнаруженных нами, в этот список не вошла. На наш взгляд, публикация дополнений к списку Кожевникова представляет интерес, тем более что во флористическом отношении горная часть Таймыра изучена еще недостаточно.

Обследованная территория расположена на 74° 20′ с. ш., 98° в. д., занимает часть горной гряды Неди (высота 400 м над ур. м.) южного макросклона Центрального хр. Бырранга (до 596 м над ур. м.), долину р. Бол. Боотанкага, ручьев Каньонного, Ветвистого, Ступенчатого и др. Растительность довольно разнообразная — от болот и кочкарных тундр долины и горных шлейфов, где в сложении сообществ активное участие принимают гипоарктические виды (*Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, *Betula nana*, *Ledum decumbens* и др.), до каменистых гольцовых пустынь на платообразных вершинах, где основную роль играют накипные лишайники, мхи и лишь изредка встречаются экземпляры сосудистых растений. В низкогорьях преобладают осоково-кустарничково-моховые (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Dryas punctata*, *Carex arctisibirica*) пятнистые тундры, на каменистых склонах и осыпях южной и юго-западной экспозиций — кустарничково-разнотравные группировки, богатые по видовому составу. Интерес представляют участки, сложенные известняками, для которых характерны *Thlaspi cochleariforme*, *Braya purpurascens*, *Lesquerella arctica*, а также фрагменты степоидов на невысоких предгорных останцах у краев долины р. Бол. Боотанкага.

В приведенный далее список включено 48 видов и подвидов сосудистых растений; названия даны по «Арктической флоре СССР» (1960—1987) и сводке С. К. Черепанова (1981). Бóльшая часть видов приводится по сборам Е. Б. Поспеловой; виды, собранные только В. Б. Куваевым, отмечены одной звездочкой, а виды, собранные обоими авторами, — двумя.

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. Редко; в глубоких трещинах между камнями в нижней части склонов южной и юго-западной экспозиций.

***Equisetum scirpoides* Michx. Крайне редко; единственная находка — в пойме левого берега р. Бол. Боотанкага выше ручья Геологического в пятнистой луговой тундре, 65 м над ур. м., № 1171а-14.

***Alopecurus alpinus* Smith subsp. *borealis* (Trin.) Jurtz. Как и предыдущий вид, найден 1 раз в приречной тундре по левому берегу р. Бол. Боотанкага выше ручья Геологического, 61 м над ур. м., № 1776-8.

Calamagrostis groenlandica (Schrank) Kunth. Редко; в долине р. Бол. Боотанкага на высокой пойме, на слабо задернованных склонах террасы.

***Deschampsia brevifolia* R. Br. Спорадически; в верхнем поясе гор и в куртинных тундрах на платообразной вершине горы Киряка.

D. glauca C. Hartm. Спорадически; на песчаных отмелях в долине р. Бол. Боотанкага

***Trisetum molle* (Michx.) Kunth. Редко; на прогреваемых участках галечно-песчаных отмелей в пойме р. Бол. Боотанкага и ручья Ветвистого, реже на склонах террас.

***T. sibiricum* Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. На дренированных участках берегов рек и крупных ручьев в луговых и кустарниковых сообществах; собран также на торфянистом обрыве левого берега р. Бол. Боотанкага в 3 км выше ручья Геологического, 65 м над ур. м., № 2005-3.

Poa bryophila Trin. Нечасто; на сухих прогреваемых склонах в нижнем поясе гор в остепненных разнотравно-злаковых группировках. От *P. glauca* Vahl довольно хорошо отличается по характеру опушения в колоске.

***P. sublanata* Reverd. Собран 2 раза: 1) на сухом участке высокой поймы р. Бол. Боотанкага и прилегающем склоне террасы; 2) в пятнистой луговинной тундре в пойме левого берега р. Бол. Боотанкага выше ручья Геологического, 65 м над ур. м., № 1771а-11.

***P. tolmatchewii* Roshev. Редко; на каменистых склонах и платообразных вершинах в верхнем поясе; отмечался также на приречных луговинах и альпийских лужайках.

Phippsia concinna (Th. Fries) Lindeb. Редко; в местах длительного залеживания снежников, в распадках гор и у подножия высокой террасы р. Бол. Боотанкага близ устья р. Левли.

Roegneria subfibrosa Tzvel. Встречен 1 раз в сухой каменистой куртинной тундре на выходах известняков.

***Eriophorum medium* Anderss. Довольно обычен, но не обилен; в сырых травяно-моховых и травяных сообществах долины, где приурочен к наиболее обводненным местам (в частности, к болотам с ивняками в пойме правого берега р. Бол. Боотанкага ниже устья р. Левли, 80 м над ур. м., № 2019-3).

E. russeolum Fries. Встречается вместе с предыдущим видом, но реже; обитает преимущественно в травяных болотах в пойме р. Бол. Боотанкага.

Kobresia myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. Изредка; на горных лугах, в щебнистых тундрах, где образует небольшие по площади сомкнутые заросли, а также по дренированным краям песчаных террас р. Бол. Боотанкага.

Carex amblyorhyncha V. Krecz. (*C. marina* Dew.). В травяных болотах в пойме и на высокой террасе реки. Вид встречен 2 раза в небольшом обилии.

***C. melanocarpa* Cham. ex Trautv. Редко; по шлейфам гор в нижнем тундровом поясе: 1) в сухой кустарничковой тундре у подножия склона к долине; 2) в кустарничково-травяной тундре на шлейфе сопки с отметкой 334 м по левому берегу ручья Ветвистого, 115 м над ур. м., № 1778-2; 3) в разнотравно-кассиопейной тундре на правом берегу ручья Ветвистого, 100 м над ур. м., № 2021-1.

***C. saxatilis* L. Наряду с приводимым Кожевниковым (1992) subsp. *laxa* нами отмечался и subsp. *saxatilis*: 1) в заболоченной луговой тундре по левому берегу ручья Ветвистого ниже выхода из гор, 68 м над ур. м., № 1997-1; 2) там же, на мохово-осоковом болоте, 65 м над ур. м., № 2009-13.

Juncus triglumis L. Редко; в пятнистых тундрах на увлажненных пятнах суглинистого грунта.

***Luzula tundricola* Gorodk. Вид встречен 2 раза: 1) на валике полигонального болота у подножия западного склона к долине; 2) в сырой тундре по правому берегу р. Бол. Боотанкага у отметки 37.5 м; № 1745-16.

Salix hastata L. Редко; в защищенных каменистых распадках, иногда близ выходов известняков. Одно из самых северных местонахождений вида.

Stellaria crassipes Hult. Довольно часто; в щебнистых тундрах на склонах гор и межгорных котловин, особенно характерен для слабовогнутых пятен; встречается также на галечниках ручьев.

Cerastium arvense L. var. *taimyrense* Tolm. На слабо закрепленных песках в долине р. Бол. Боотанкага, изредка на щебнистых склонах, особенно на старых песцовых норовищах.

***C. beeringianum* Cham. et Schlecht subsp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm. В пятнистых тундрах нижнего и среднего поясов гор, на шлейфах склонов; растет на суглинистых пятнах. Типичная форма этого подвида хорошо отличается от *C. beeringianum* subsp. *beeringianum* как по морфологии, так и по характеру местообитания.

***C. regelii* Ostenf. Широко распространен почти по всему профилю, исключая высшие формы рельефа; в приречных сообществах встречается редко (на красочных луговинах по левому берегу р. Бол. Боотанкага, 62 м над ур. м., № 1801-15). Отсутствие этого вида в списке Кожевникова (1992) непонятно.

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. Вид встречен 1 раз в бугорковой кустарничково-моховой тундре на террасе р. Бол. Боотанкага.

***Gastrolychnis angustiflora* Rupr. subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozh. Встречен 2 раза: 1) на склоне террасы ручья Ветвистого в разнотравной группировке; 2) на луговине по правому берегу р. Бол. Боотанкага между лагерем геологов и отметкой 37.5 м; 40 м над ур. м., № 1746-8.

**G. violascens* Tolm. aff. На каменистых луговинках, в тундрах, на проточных болотцах с ручейками в нижнем тундровом поясе (на левом берегу р. Бол. Боотанкага у высоты 312 м, № 1773-7; на правом берегу р. Бол. Боотанкага в 4 км ниже устья р. Левли, 120 м над ур. м., № 2107-1). Наши растения очень миниатюрные.

***Delphinium middendorffii* Trautv. Довольно обычен на луговинах в долине и на склонах; Кожевниковым приводится *D. chamissonis* Walp. ex Spreng.

Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge. Встречен 1 раз на вершине предгорного холма в сырой щебнисто-пятнистой тундре в 5 км ниже устья р. Левли.

Ranunculus gmelinii DC. Довольно обычен в воде старичных озер у берегов.

***Arabis petraea* (L.) Lam. subsp. *septentrionalis* (Busch) Tolm. Кожевников (1992) приводит только subsp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm., подчеркивая его сильную изменчивость. Нам представляется, что на р. Бол. Боотанкага встречаются оба подвида: реже — subsp. *umbrosa* на галечниках и в других местообитаниях по ручью Ветвистому, до высоты 300 м над ур. м., значительно чаще — subsp. *septentrionalis* в различных экотопах и в большем диапазоне высот (40—490 м над ур. м.).

***Draba pauciflora* R. Br. Нередко; на сырых слабо задернованных моховых лужайках, на галечниках ручьев и шлейфах; почти по всему профилю, кроме верхнего пояса, чаще на высотах 400—450 м над ур. м.

D. taimyrensis Tolm. Вид встречен 1 раз на выходах известняков в куртинной травяно-дриадовой тундре в месте слияния ручьев Ступенчатого и Ветвистого.

***Cochlearia groenlandica* L. Довольно редко; на отмелях ручьев и в приречных луговинах.

***Saxifraga bronchialis* L. subsp. *spinulosa* (Adams.) Hult. В щебнистых горных тундрах в расщелинах между камнями; поднимается до верхнего горного пояса, но чаще встречается внизу.

***Chrysosplenium alternifolium* L. subsp. *sibiricus* (Sér. ex DC.) Hult. Этот подвид с 8-тычиночными растениями встречался нами гораздо чаще, чем 4-тычиночный subsp. *tetrandrum* (Lund.) Hult., указанный Кожевниковым.

Potentilla anachoretica Soják. Аляскинско-северо-восточноазиатский вид, на исследуемой территории находится на западном пределе своего ареала. Довольно многочисленная популяция вида обнаружена в каменистой кустарничково-травяной тундре на южном склоне гряды Неди, на выположенном уступе. Ближайшее местонахождение вида — горные территории севера Якутии в районе устья р. Лены; восточнее обычен.

***P.* × *gorodkovii* Jurtz. (*P. nivea* L. subsp. *fallax* Porsild). В каменистых тундрах с дриадой, на щебне и каменных россыпях на высотах от 100 м над ур. м. до верхнего пояса гор (на правом берегу ручья Ветвистого, на левом берегу р. Бол. Боотанкага).

**P. hyparctica* Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky. Встречен 2 раза: 1) в дриадово-кассиопейной тундре на подошве сопки с отметкой 165 м, по левому берегу р. Бол. Боотанкага, 100 м над ур. м., № 1769-12; 2) в пятнистой ивково-сиеверсиевой тундре среди каменистых россыпей на плато горы Киряка, 431 м над ур. м., № 1991-1.

***P. kuznetzovii* (Govor.) Juz. В отличие от *P. anachoretica* вид западный, восточнее Тазовского п-ова ранее не отмечавшийся. Отмечен на красочных луговинах в пойме р. Бол. Боотанкага (62 м над ур. м., № 1801-13; 75 м над ур. м., № 2060-1). Собран 1 раз на крутом склоне западной экспозиции в травяно-кустарничковой тундре между валунами.

Кроме того, Б. А. Юрцевым определены следующие гибриды.

P. crebridens subsp. *hemicryophila* Jurtz × *P. nivea* L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. Остепненная группировка у подножия скалы на южном склоне гряды.

P. nivea L. subsp. *mischkinii* (Juz.) Jurtz. × *P. arenosa* (Turcz.) Juz. На луговине на песцовом норовище напротив устья р. Левли.

P. nivea L. × *P. hyparctica* Malte. На разнотравной луговине на южном обрывистом склоне речной террасы.

Androsace septentrionalis L. Встречен 1 раз на песцовом норовище на холме напротив устья р. Левли.

Eritrichium sericeum (Lehm.) DC. subsp. *arctisibiricum* Petrovsky. Встречен 1 раз в каменистой тундре в верхнем поясе гор.

Artemisia arctisibirica Korobkov. Собран 1 раз в остепненной разнотравно-злаковой группировке на уступе горной гряды напротив устья р. Левли.

**Petasites sibiricus* (J. F. Gmel.) Dingw. subsp. *albiflorus* (Kuv.) Kuv. (*Nardosmia gmelinii* Turcz. ex DC. var. *albiflorus* Kuv., 1980, «Высотн. распред. растений в горах Путорана»: 137). Белоцветковый подбел описан с плато Путорана; на р. Бол. Боотанкага обнаружен в сырой тундре у отметки 37.5 м (№ 1745-3) и на останце Геологическом по правому берегу р. Бол. Боотанкага (№ 1759-1).

***Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. Обилен в травяном ивняке в устье ручья Каньонного; встречен также на галечниках по р. Бол. Боотанкага у устья этого ручья, 75—80 м над ур. м., № 2058-2.

**T. glabrum* DC. Единственный экземпляр найден в пятнистой дриадово-сиеверсиевой тундре на террасовидном уступе горы с отметкой 403 м над ур. м. по правому берегу ручья Ветвистого, 300 м над ур. м., № 2024-9.

Суммарно с учетом сборов как Кожевникова (1992), так и наших в конкретной флоре обследованной части бассейна р. Бол. Боотанкага насчитывается 269 таксонов (253 вида, 14 из них имеют по 2 подвида и 2 (*Poa arctica* var. *vivipara*, *P. alpigena* var. *colpodea*) представлены живородящими разновидностями); она является, согласно имеющимся в литературе данным, богатейшей флорой горной части Таймыра. Можно предположить, что указанная территория — своеобразный флористический рефугиум, что обусловлено очень высоким разнообразием экотопов (в частности, наличием широкой защищенной долины реки с развитыми сухими террасами, глубоко врезанных долин ручьев западно-восточной ориентации, выходов известняков, сухих остепненных предгорных террас) и благоприятными микроклиматическими условиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. М.—Л., 1960—1987. Т. 1—10.

Кожевников Ю. П. Сосудистые растения бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 39—51.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 262 с.

Поспелова Е. Б. Флористические находки в центральной и восточной частях полуострова Таймыр // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 7. С. 1005—1007.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Институт эволюционной морфологии
и экологии животных им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Получено 24 VI 1993

SUMMARY

The supplements to the list of vascular plants of the Bolshaya Bootankaga river basin published earlier by Yu. P. Kozhevnikov (1992) are presented. The supplements are based on the materials of the authors collected in the same region in 1990—1991. They include 48 species and intraspecific taxa of vascular plants. The flora of higher plants of the middle part of Bolshaya Bootankaga basin comprises 269 taxa (253 species; 14 of them have 2 subspecies or varieties). This flora is the richest one in mountainous part of Taimyr.

УДК 581.52 : 631.416

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

Н. В. Алексеева-Попова, Т. И. Игошина, Б. А. Юрцев

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И МИНЕРАЛЬНЫЙ СОСТАВ ПОЧВ НА КАРБОНАТНЫХ И КИСЛЫХ ПОРОДАХ (ЮГО-ВОСТОК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

N. V. ALEKSEEVA-POPOVA, T. I. IGOSHINA, B. A. YURTSEV. THE VEGETATION AND MINERAL COMPOSITION OF SOILS ON CARBONATE AND ACID ROCKS (SOUTH-EAST OF CHUKOTKA PENINSULA)

Даны обзор дифференциации растительности на карбонатных и силикатных горных породах и характеристика почв по составу почвенного поглощающего комплекса в окр. пос. Янракыннот на юго-востоке Чукотского п-ова. На основании данных петрографического описания образцов пород, агрохимического анализа почв и по характеру растительности выделено 5 групп экотопов (местообитаний растений), почвы которых различаются по основности, содержанию обменных форм кальция и магния, доступного калия, а также подвижных форм железа, цинка и меди. Подтверждена существенная роль Ca^{2+} в регуляции ионного состава среды.

Проблема своеобразия кальцефитной растительности давно интересует ученых всего мира и, несмотря на это, далека не только от решения, но и от достаточно полного объяснения. Часто наблюдаемые значительные различия в видовом составе растительности на различающихся по основности породах (Тюлина, 1962; Лукичева, 1963, и др.) нельзя объяснить только особенностями ландшафтов, микроклимата и других факторов. В этом плане достаточно подробно изучена флора известняков на Северо-Востоке России, в частности на Чукотке (Юрцев, Петровский, 1971; Юрцев, 1974; Баландин, 1978; Заславская, Петровский, 1983; Разживин, 1986). Б. А. Юрцевым (1974, 1977) отмечены своеобразие флоры и растительности на известняках, приуроченность определенных видов к выходам карбонатных пород, а также существование ряда видов, встречающихся как на известняках, так и на силикатных горных породах и нередко называемых амфитолерантными видами. Они могут быть представлены специфическими экотипами, адаптированными к определенным почвенно-географическим условиям. Наличие таких эдафических экотипов было показано, например, для альпийских видов, произрастающих на карбонатных и силикатных породах (Gigon, 1971).

Известно, что известковые почвы отличаются по ряду свойств от силикатных: они характеризуются большей водопроницаемостью, поэтому они суше и теплее; в них повышено содержание Са и карбонатов, поэтому они обладают буферностью в области более высоких pH. Почвы на известковых и силикатных породах различаются по соотношению доступных форм Са и Mg. Считается, что распределение видов по экотопам в высокой степени зависит от содержания Са в почве (Юрцев, 1974). Однако влияние почвенного Са на накопление его растениями в тундровой зоне практически не изучалось.

Адаптация вида к силикатным или карбонатным породам является процессом сложным, и его надо рассматривать в полном объеме, начиная от доступности элементов питания корням растений до последующего их метаболизма в надземных частях. Такие работы на природных популяциях активно ведутся в Западной Европе (De Bilde, 1974; Tosca, Labroue, 1981, и др.).

Основной целью нашего исследования является установление экологической дифференциации видов и взаимосвязи минерального обмена растений и почв в контрастных геохимических условиях.

Район исследований — окр. пос. Янракыннот (северное побережье пролива Сенявина в районе устья р. Марич на юго-востоке Чукотского п-ова), где находятся значительные выходы карбонатных палеозойских пород, преимущественно известняков, с вкраплениями кислых и основных силикатных пород, а также кислых осадочных (Гнибиденко, 1969). В этом районе отмечена и разносторонне описана самая богатая локальная флора — до 450 видов и подвидов сосудистых растений (Разживин, 1983; Сергиенко, 1985; Секретарева, 1988). Согласно почвенно-географическому районированию, регион относится к Евразиатской полярной области, Арктической зоне арктических и тундровых почв, Чукотско-Анадырской провинции (Кауричев, 1969). Растительность в окр. пос. Янракыннот соответствует основному варианту подзоны северных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973, 1974) и расположена в пределах Крайневосточного округа Берингийско-Чукотской подпровинции Чукотской провинции Арктической флористической области.

Почвы Чукотского п-ова исследованы мало, имеются лишь основные сведения о типах почв (Таргульян и др., 1970; Таргульян, 1971; Игнатенко и др., 1979, 1987; Соколов, 1980; Соколов, Градусов, 1981). Известно, что для этого региона характерны почвы со значительным содержанием мелкого обломочного материала, т. е. существенна связь с материнскими горными породами. Почвы на известняках юго-востока Чукотского п-ова не изучены, нет данных об их минеральном составе и доступности элементов питания для растений.

В данной статье приводятся краткий очерк растительности, характеристика минерального состава почв в группах экотопов на известковых и силикатных горных породах.

Материал и методы

Образцы растений, почв, горных пород собирали на 4 основных участках с неодинаковым литологическим комплексом и с достаточно разнообразным спектром почв и экотопов, а также элементарных геохимических ландшафтов (от элювиального и элювиально-транзитного до транзитного и транзитно-аккумулятивного). В наиболее характерных экотопах в основных типах растительных сообществ взяты образцы почв из гумусово-аккумулятивного горизонта на глубину 0—10(15) или 2—10(15) см (при наличии мохового покрова и подстилки). Почвенные образцы высушивали на воздухе, просеивали через сито с диаметром ячей 1 мм и определяли важнейшие почвенные характеристики, необходимые для данной работы: pH водной и солевой вытяжки, гидролитическую кислотность, степень насыщенности основаниями почвенного поглощающего комплекса (ППК), содержание обменных Ca^{2+} и Mg^{2+}, доступного K^+, содержание гигроскопической воды и подвижных форм Mn, Zn, Cu, Fe. Все определения сделаны по методикам Е. В. Аринушкиной (1964), Л. А. Воробьевой с соавт. (1980), Д. Н. Иванова (1973) с собственными модификациями, учитывающими особенности тундровых почв. Петрографическое описание горных пород сделано в Российском геологическом институте.

Химические элементы определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AAS-1 в пламени ацетилен—воздух. Относительные отклонения при измерении на приборе не превышали 2% для Ca, Mg, K и 5% для микроэлементов ($P=95\%$). Содержания элементов пересчитаны на высушенную при 105 °C почву. Все измерения концентраций элементов сделаны Н. А. Сазыкиной, которой авторы выражают глубокую благодарность. Проведена статистическая обработка данных на персональном компьютере с помощью пакета программ «Statgraphics».

Результаты и их обсуждение

На основании петрографического описания горных пород, физико-химических свойств почв с учетом растительности выделено 5 групп экотопов на основных участках ранга урочищ или групп урочищ.

I группа экотопов приурочена к вершинным плато (свыше 300 м над ур. м.) и верхней части крутого, обращенного к проливу Сенявина склона сопки Хутенречхен и сложена гранитами, гранит-порфирами, кварцитами, не вскипающими от 10%-й HCl песчаниками. Спектр типов экотопов включает в себя каменистые плато с разреженными куртинами трав (*Artemisia glomerata*, *A. furcata*, *Saxifraga funstonii*, *Luzula beringensis*, *Hierochloë alpina*, *Oxytropis chukotica*), щебнисто-пятнистые лишайниково-дриадовые (*Dryas ajanensis* subsp. *beringensis*), ивково(*Salix phlebophylla*)-дриадовые сухие горные тундры по окраинам плато, сырые евтрофные пятнистые с солифлюкционными полосами разнотравно-ивково-моховые тундры неглубоких ложбин стока и седловин, сухие щебнистые луговины с *Woodsia ilvensis* и *Crepis chrysantha* по южному склону, смешанные кустарничковые ацидофитные луговины (*Rhododendron camtschaticum*, *Empetrum subholarcticum*, *Phyllodoce caerulea*) на лучше укрытых снегом участках, ацидофитные луговины и луговинные тундры нивальных уступов южного склона (*Rubus arcticus*, *Calamagrostis purpurea*, *Aconitum delphinifolium*, *Carex podocarpa*, *Artemisia arctica*). Не случайно реакция почвенной среды изменяется в этих экотопах от кислой (водный pH 4.7) до субнейтральной (6.2) (табл. 1). Варьируют и почвы — от примитивно-скелетных до перегнойно-торфянистых слабооглеенных гидроморфных.

II группа экотопов находится на левом берегу р. Марич, на гряде, сложенной основными породами (габбро, габбро-диабазы, диабазы). Спектр экотопов по западному склону гряды, где собирали материал, включает в себя все элементы геохимической катены — от элювиальных (вершинное плато с ивково-дриадовой (*Salix phlebophylla*, *Dryas ajanensis* s. l.) лишайниковой тундрой) до транзитных (скальные луговины с *Dryopteris fragrans*, ацидофитные гемихионофитные кустарничковые тундры и луговины, растительность снежников) и транзитно-аккумулятивных (евтрофные разнотравно-пушицево-осоково-ивковые моховые (*Carex membranacea*, *Carex atrofusca*, *Salix reticulata*, *Eriophorum polystachion*, *Tomenthypnum nitens*) сырые тундры и проточные болотца, кочкарные тундры с *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum* на сырых заторфовелых подножиях, продолженные обширными шлейфами с тундровыми осоковыми болотами и торфянистыми грядами с низким ерником (*Betula exilis*, *Rubus chamaemorus*, *Pedicularis labradorica*)). Для элювиальных ландшафтов с интенсивным выщелачиванием маломощных скелетных почв характерны слабокислые почвы (водный pH 5.0 и несколько выше); на гидроморфных почвах с евтрофной растительностью pH поднимается до субнейтрального — 6.4; на шлейфе развиты торфянистые глеевые почвы, однако по водотокам здесь обычны евтрофные виды осоковых, такие как *Carex atrofusca*, *Kobresia sibirica*.

III группа экотопов приурочена к выходам карбонатных и слабокарбонатных сланцев у подножия длинного, около 2 км, восточного склона сопки Хутенречхен. В основном сборы образцов почв и растений проводили в седловине между шлейфом этого склона и сланцевым низким плато и на более или менее крутых, а также пологих сырых склонах от седловины и плато к морской лагуне. Спектр экотопов *III* группы менее разнообразен, чем в 2 предыдущих, но также значителен начиная от сухих смешанных кустарничковых тундр на щебнистых плато с *Dryas incisa*, *Salix rotundifolia* subsp. *dodgeana*, *Rhododendron parvifolium*, *R. camtschaticum*, *Diapensia obovata*, *Loiseleuria procumbens* (из трав очень обильны *Novosieversia glacialis*, *Artemisia globularia*, *Armeria maritima* s. l.) и кончая сырыми разнотравно-кобрезиево-осочково-дриадово-ивковыми моховыми пятнистыми тундрами (*Senecio frigidus*, *Saxifraga hirculus*, *Anemone parviflora*, *Tofieldia pusilla*, *Kobresia simpliciuscula*, *Carex membranacea*, *C. misandra*, *Dryas chamissonis*, *Salix reticulata*, *Tomenthypnum nitens*), евтрофными кальцефитными хвощевниками (*Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *E. palustre*), гемихионофитными луговинными кустарничковыми тундрами. Еще восточнее слабокарбонатные сланцы замещаются более карбонатными, вскипающими от 10%-й HCl, с более четко выраженным кальцефитным набором видов. В целом же для элювиальных местоположений здесь характерно сосуществование ацидофитов и кальцефитов (например, *Oxytropis chukotica* и *O. gorodkovii* из секции *Arctobia*); отметим также тяготение ряда видов к субнейтральным и нейтральным почвам. Яркий пример — *Novosieversia glacialis*. Амплитуда значений pH в *III* группе экотопов самая узкая (водный pH 6.8—7.0 — табл. 1).

IV и *V* группы экотопов относятся собственно к выходам известняков и мраморов, которыми сложены высокие плато на правобережье лимана р. Марич, пересеченные сухими останцовыми грядами с полосой снежников у их подножий; от снежников через плато идут многочисленные параллельные временные водотоки, прорезающие окраинные уступы плато и переходящие на их обширные сырые шлейфы. Ввиду значительных различий экологических условий мы искусственно расчленили геохимическую катену на известняках на 2 отрезка, выделив *IV* и *V* группы экотопов.

IV группа экотопов приурочена к транзитно-аккумулятивным ландшафтам. Здесь распространены нивальные тундры (ивково-дриадовые с господством *Dryas integrifolia* var. *integrifolia*, *Salix rotundifolia*, реже — кассиопейные кальцефитные с господством *Cassiope tetragona*, а также прискальные лужайки), мезохионофитные тундры (разнотравно-хвощево-ивково-арктоусовые с *Salix reticulata*, *S. rotundifolia*, *Arctous erythrocarpa* при умеренном увлажнении, а при более обильном — сырые пятнистые разнотравно-ивково-дриадово-кобрезиево-осоковые моховые кальцефитные тундры), проточные кальцефитные болотца с *Eriophorum triste* и *Carex membranacea*, кальцефитные хвощевники, заросли *Salix lanata* subsp. *richardsonii* по сырым ложбинам стока.

V группа экотопов приурочена к элювиальным и транзитно-элювиальным элементарным ландшафтам (гребни и сухие щебнистые склоны останцовых гряд с кальцефитной куртинно-дриадовой эпилитнолишайниковой тундрой, а также сухие участки и обдуваемые окраины плато с пятнистой лишайниково-дриадовой кальцефитной тундрой). Флористически наиболее обедненными сообществами являются куртинные дриадовые тундры останцовых гребней и окраинных выступов сухих плато, где господствует кальцефитный экотип *Dryas ajanensis* subsp. *beringensis* с седыми от густого опушения листьями. Сами же плато с пятнистыми лишайниково-разнотравно-дриадовыми тундрами, увлажняемые в весеннее время водотоками от снежников, имеют более богатый набор видов: господствуют *D. integrifolia* var. *canescens* и *D. chamissonis* var. *incana*, обычны *Potentilla biflora*, *Carex hepburnii*, а также многие мезоморфные кальцефиты — *Carex misandra*, *Thalictrum alpinum*, *Salix reticulata*. Для сухих участков характерно присутствие эндемика известняков юго-восточной части Чукотского п-ова *Artemisia senjavinensis*, отчасти сходных с этой полынью по форме роста *Oxytropis gorodkovii* и *Potentilla subvahliana*, оригинального криоксерофита *Lesquerella arctica* и др.

В табл. 1 и 2 представлены результаты химического анализа почв для вышеописанных *5* групп экотопов. В связи со значительным разнообразием минерального состава почв приведены пределы колебаний основных показателей и средние для групп почв со стандартными отклонениями. Мы определяли почвенные характеристики, которые дают наиболее полное представление о доступности минеральных элементов растениям, поэтому при обсуждении результатов основное внимание уделяем солевому, а не водному pH.

Почвы *I* группы экотопов на сложенной кислыми интрузивными и осадочными породами сопке Хутенречхен имеют кислую и слабокислую реакции, разнообразны по степени увлажненности и насыщенности основаниями; в некоторых экотопах отмечена довольно высокая гидролитическая кислотность — до 7.3 мг-экв/100 г сухой почвы. Сумма обменных катионов намного ниже, чем в экотопах на основных и известковых породах. В этих почвах минимальное для района исследований содержание обменных Mg (в среднем 2.7 мг-экв/100 г почвы) и Ca (20 мг-экв). Известно, что доступность растениям магния снижается при понижении pH почвы. Почвы *I* группы средне обеспечены доступным K (12 мг/100 г), но имеют наиболее высокие уровни подвижного Fe и более высокие, чем на известняках, уровни Zn и Cu (табл. 2). В эту группу почв наряду с гумусированными грубоперегнойными почвами входят почвы солифлюкционных пятен и полос, обедненные минеральными элементами, что отражено в нижних пределах их колебаний (табл. 1, 2). По содержанию обменных Ca и Mg почвы *I* группы экотопов достоверно отличаются от слабокислых почв *II* группы.

II группа экотопов в приустьевой части левого берега р. Марич также представлена кислыми и слабокислыми почвами, не менее разнообразными,

ТАБЛИЦА 1

Основные характеристики почв

Группы экотопов	pH почвы		Насыщенность основаниями, %	Гигроскопическая вода, %	Обменные катионы, мг-экв/100 г сухой почвы				Доступный K, мг/100 г сухой почвы
	H_2O	KCl			Ca^{2+}	Mg^{2+}	H^+	сумма	
I	4.7—6.2	4.0—6.2	63.2—94.0 80.8 ± 9.1	0.8—7.4 3.2 ± 1.9	3.9—65.0 20.0 ± 3.6	0.4—5.2 2.7 ± 0.6	1.8—7.3 4.6 ± 0.3	6.1—68.0 27.3 ± 2.6	1.5—29.5 12.4 ± 1.8
II	5.0—6.4	4.2—6.2	72.6—97.6 88.4 ± 9.7	1.0—13.6 5.5 ± 4.0	8.6—111.0 48.5 ± 9.0	3.3—17.4 8.0 ± 0.9	2.8—6.9 4.4 ± 0.4	18.2—118.0 60.9 ± 7.2	23.7—76.8 47.2 ± 5.1
III	6.8—7.0	6.6—6.9	97.2—99.6 98.6 ± 0.9	2.8—7.4 5.1 ± 3.6	77.0—182.0 118.0 ± 10.6	2.1—17.8 10.4 ± 1.4	0.8—3.8 2.0 ± 0.3	82.0—210.0 130.4 ± 9.1	30.0—68.8 49.4 ± 3.6
IV	7.1—7.8	7.0—7.5	97.5—99.9 99.4 ± 0.9	1.7—6.9 4.2 ± 1.7	83.0—360.0 196.0 ± 24.0	2.4—38.0 10.1 ± 2.3	0.2—1.1 0.5 ± 0.0	86.0—371.0 207.0 ± 16.3	5.0—44.7 21.3 ± 2.7
V	7.4—7.6	7.1—7.5	99.2—99.6 99.3 ± 0.1	1.0—2.8 1.6 ± 0.4	30.4—46.5 38.3 ± 2.0	11.4—18.7 15.5 ± 0.8	0.2—0.6 0.4 ± 0.0	41.0—66.0 54.2 ± 3.4	2.0—15.7 6.8 ± 1.4

Примечание. Здесь и в табл. 2: над чертой — пределы колебаний показателей (абсолютные значения), под чертой — средние значения для группы экотопов со стандартными отклонениями. $P = 95\%$.

ТАБЛИЦА 2

Содержание подвижных микроэлементов в почвах

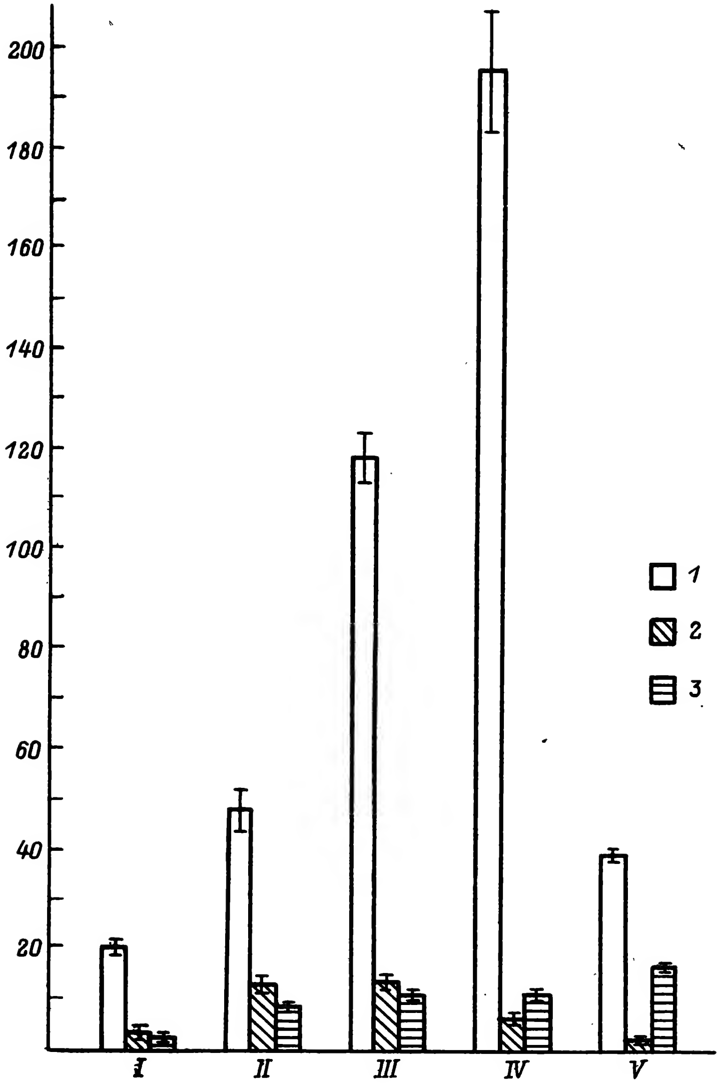
Группы экотопов	Элементы, мг/кг сухой почвы			
	Fe	Mn	Zn	Cu
I	12.7—275 91.2 ± 16.8	9.1—302 71.6 ± 16.2	2.0—24.2 6.6 ± 1.1	1.9—5.1 3.6 ± 0.2
II	12.3—179 74.6 ± 23.5	345—612 325 ± 69.5	8.1—24.7 15.0 ± 2.2	3.3—4.2 3.9 ± 0.2
III	18.6—38.3 29.8 ± 2.1	47.2—412 261 ± 48.3	11.8—44.7 23.8 ± 3.3	2.4—5.3 3.9 ± 0.3
IV	7.8—18.9 12.0 ± 0.8	41.7—210 92 ± 11.7	3.0—6.6 4.5 ± 0.2	1.7—4.0 3.0 ± 0.2
V	5.1—6.6 5.5 ± 0.2	25.3—61.4 35.8 ± 3.4	1.3—11.9 4.5 ± 1.1	0.1—1.9 1.3 ± 0.2

чем в *I* группе, — от луговинных в верхней части западного склона сопки до торфянистых глеевых на шлейфе склона. В связи с этим верхний предел содержания гигроскопической воды поднимается до 13.6%, а средняя насыщенность основаниями — до 88.4% в основном за счет очень высоких уровней Са в некоторых экотопах. Содержание обменного Са в среднем в 2.5 раза выше, чем в *I* группе экотопов, Mg — в 3, а K — в 4 раза. Намного выше по сравнению с *I* группой уровни подвижных Zn и Mn, но несколько ниже уровень Fe. По среднему уровню подвижной Cu почвы *II* группы экотопов практически не отличаются от почв *I* группы.

В целом почвы, развитые на основных магматических породах (*II* группа экотопов), лучше обеспечены доступными для растений элементами, чем почвы на кислых породах.

Почвы *III* группы экотопов за счет стока и выщелачивания умеренно известковых пород имеют нейтральную реакцию, богаты обменным Са, среднее содержание обменного Mg выше, чем во *II* группе (10.4 и 8.0 мг-экв). Сумма обменных катионов более чем вдвое превышает этот показатель для *II* группы экотопов при существенном снижении гидролитической кислотности — до 0.8 мг-экв в перегнойной почве под моховым покровом. Степень насыщенности основаниями очень высока и в среднем составляет 98.6%. Почвы этой группы хорошо обеспечены доступным K, содержат много подвижных Mn и Zn. Уровень подвижной Cu равен уровню Cu на слабокислых почвах, а уровень подвижного Fe в среднем намного ниже, чем на кислых почвах.

IV группа экотопов на сопках, сложенных известняками и мраморами, представлена разнообразными по профилю почвами — от хорошо выраженного горизонта A_1 под моховым покровом в нивальных тундрах до $A + B$ на берегу р. Марич. По величине солевого pH от 7.0 до 7.5 почвы можно отнести к слабощелочным, согласно градации Е. В. Аринушкиной (1964). Карбонатность (вскипание от 10%-й HCl) обнаружена только в 2 образцах из 7. Почвы практически полностью насыщены основаниями (табл. 1), отсутствует гидролитическая кислотность, по среднему содержанию воды их можно считать достаточно влажными. Содержание обменного Са в среднем в 10 раз превышает содержание его в кислых почвах *I* группы экотопов. Достаточно высоко содержание обменного Mg, почвы средне обеспечены доступным K, но его содержание намного выше, чем в почвах *I* группы. За счет высокого содержания обменного Са сумма обменных катионов в 1.8 раза превышает этот показатель для нейтральных почв *III* группы и в 8 раз — сумму катионов в кислых почвах



Соотношения обменных форм Ca^{2+}, Mg^{2+} и доступного K^{+} в почвах разной основности.
1 — Ca^{2+}, *2* — K^{+}, *3* — Mg^{2+}. По оси абсцисс — номера групп экотопов; по оси ординат — содержание элементов, мг-экв/100 г сухой почвы.

I группы. На известняках очень сильно снижены уровни подвижных Fe и Zn, но среднее содержание Mn выше, чем в почвах *I* группы (табл. 2).

V группа экотопов также характеризуется слабощелочной реакцией почв, близкой к нулю гидролитической кислотностью. По степени увлажненности эти почвы в среднем в 2.6 раза суше, чем почвы *IV* группы. Степень насыщенности основаниями также близка к 100%, причем большую роль играет Mg, доля которого достигает 29% от суммы обменных катионов, тогда как в других экотопах она составляла только от 4 до 13%. Уровень Ca невысок и в среднем близок к уровню Ca в слабокислых почвах. Однако на элювиальных позициях (щебнистый дренированный субстрат) минимальное содержание обменного Ca в почвах *V* группы экотопов намного выше, чем в почвах *II* группы экотопов, — 30.4 мг-экв против 8.0. Небольшая разница средних значений может объясняться высокими уровнями Ca в хорошо увлажненных, высокогумусированных почвах на транзитно-аккумулятивных позициях во *II* группе экотопов (где найдено до 111 мг-экв Ca). Почвы *V* группы содержат очень мало доступного K, подвижного Fe и микроэлементов по сравнению с другими экотопами. Таким образом, по всем показателям эти почвы являются самыми неблагоприятными для растений. Действительно, на сухих вершинах известковых сопок растительный покров разрежен: для них характерны куртинные дриадовые тундры и редкотравные группировки.

Наиболее отчетливо почвы всех сравниваемых экотопов различаются по уровню обменного Ca (см. рисунок). Видно, что в почвенном поглощающем комплексе нейтральных (*III*) и слабощелочных (*IV*) почв обменные формы Ca играют определяющую роль, превышая в 11 и 20 раз содержание Mg. Следует отметить, что содержание обменного Mg на сравниваемых экотопах почти одинаковое. Существенная роль Ca проявляется также и при сопоставлении слабокислых и нейтральных почв (*II* и *III* группы экотопов), близких по уровням K, Mg и сильно различающихся по составу растительности.

Для всей совокупности исследованных почв обнаружена прямая зависимость pH почв от уровня обменного Ca в них ($r = 0.53$), что еще раз указывает на важнейшую роль иона Ca^{2+} в регуляции ионного состава среды. В почвах этого региона подтвердилось известное явление антагонизма Ca^{2+} и других катионов в почвенном поглощающем комплексе. За счет этого снижается кислотность почв и нейтрализуется токсическое действие избытка NH_4^-, Al^{3+}, Fe^{3+}, Mn^{2+} на растения.

Уровень доступного растениям K^+ достаточно высок в слабокислых и нейтральных почвах *II* и *III* групп, но резко снижен в слабощелочных почвах *IV* и особенно *V* групп (см. рисунок). На известковых субстратах *IV* и *V* экотопов уровень доступного растениям Ca^{2+} в 35 и 22 раза выше уровня доступного K^+.. Нет четкой взаимосвязи между кислотностью почв и уровнем K, коэффициент корреляции (*r*) гораздо ниже 0.5 во всех группах экотопов.

Между уровнем подвижного Fe и кислотностью почв найдена обратная зависимость: чем ниже pH почвы, тем выше уровень Fe, и наоборот, так что для всей совокупности почв $r = -0.86$. В то же время коэффициенты корреляции между pH почв и уровнями подвижных Mn и Zn для отдельных групп почв соответствуют известным явлениям большей подвижности металлов в кислых почвах (Пейве, 1964).

Все почвы хорошо обеспечены Mn, Zn и Cu для растений с различной потребностью в них, согласно данным для тундровых почв (Ринькис, 1972). Обнаруженные нами уровни Fe в почвах *I* и *II* групп экотопов — 12.7—275 и 12.3—179 мг/кг — находятся на нижнем пределе колебаний, по Ринькису (180—3100 мг/кг), а в нейтральных и слабощелочных почвах уровни железа настолько низки, что, по-видимому, плохо обеспечивают потребности растений. Эти данные трудно обсуждать, так как ранее уровни подвижных микроэлементов в почвах Чукотского п-ова не определялись.

Таким образом, согласно всем почвенным характеристикам, которыми мы располагаем, и балансу катионов (табл. 1, 2; см. рисунок), наиболее благоприятные для растений условия минерального питания имеют почвы с нейтральным pH (*III* группа экотопов), далее идут почвы на интрузивах основного состава (*II* группа экотопов) и слабощелочные на влажных известняках (*IV* группа). В то же время кислые почвы *I* группы отличаются низким содержанием обменных катионов, но по всем остальным показателям вполне благоприятны для развития зональной растительности, что было отмечено нами выше.

Из полученных данных следует, что pH почвы в исследованном районе не является определяющим фактором в дифференциации почв и распределении видов. Решающую роль играет уровень доступного для растений почвенного

Ca. Таким образом, на конкретном аналитическом материале подтверждается высказываемое флористами и геоботаниками предположение о существенной роли Ca в распределении видов между контрастными по основности почвы экотопами. Вероятно, не случайно, что именно у облигатных кальцефитов, по нашим данным, в сумме поглощенных катионов преобладает Ca^{2+}.

В последующих публикациях будут представлены результаты сравнительного анализа минерального состава видов кальцефитов, кальцефобов и амфитолерантных видов из экотопов, почвенная характеристика которых приведена в этой статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1964. 491 с.

Баландин С. А. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 4. С. 603—612.

Воробьева Л. А., Глебова Г. И., Горшкова Е. И. Физико-химические методы исследования почв. М., 1980. 381 с.

Гнибиденко Г. С. Метаморфические комплексы в структурах северо-западного сектора тихоокеанского пояса. М., 1969. 136 с.

Заславская Т. М., Петровский В. В. О флоре Люпвеемского горного массива // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 162—174.

Иванов Д. Н. Методические указания по определению Ca, Mg, Mn, Zn, Cu, Co и других элементов в почвах атомно-абсорбционным методом. М., 1973. 50 с.

Игнатенко И. В. Павлов Б. А., Богданов И. В. Тундровые глеевые почвы Чукотки // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. 1979. Вып. 3. № 1. С. 10—18.

Игнатенко И. В., Папернов И. М., Павлов Б. А., Замощ М. Н., Скородумов И. Н. Геофизика и антропогенные изменения ландшафтов Чукотки. Магадан, 1987. 271 с.

Кауричев И. С. Почвоведение. М., 1969. 543 с.

Лукичева А. Н. Растительность северо-запада Якутии и ее связь с геологическим строением местности. М.—Л., 1963. 168 с.

Пейве Я. В. Об основных закономерностях распределения валовых запасов и подвижных форм микроэлементов в почвах СССР // Докл. к VIII Междунар. конгр. почвоведов. М., 1964. С. 126—135.

Разживин В. Ю. Нивальная растительность Чукотской тундры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 22 с.

Разживин В. Ю. Влияние реакции почвы на распределение растений в нивальных сообществах на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1008—1097.

Ринькис Г. Я. Оптимизация минерального питания растений. Рига, 1972. 355 с.

Секретарева Н. А. Сообщества кустарниковых ив на востоке Чукотского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с.

Сергиенко Л. А. Флора и растительность приморской полосы Чукотского полуострова: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 21 с.

Соколов И. А. Гидроморфное неглеевое почвообразование // Почвоведение. 1980. № 1. С. 21—32.

Соколов И. А., Градусов Б. П. Особенности автономного почвообразования в условиях холодного гумидного климата // Почвоведение. 1981. № 1. С. 136—149.

Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., 1971. 268 с.

Таргульян В. О., Караваева Н. А., Наумов Е. М., Соколов И. А., Розов Н. Н. Почвы // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 234—256.

Тюлина Л. Н. К вопросу о зональности и поясности сибирских светлохвойных лесов, развитых на карбонатных породах // Сибирский географический сборник. М., 1962. Вып. 1. С. 211—220.

Юрцев Б. А. Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Юрцев Б. А. Некоторые проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 832—847.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Об индикационном значении флористических комплексов на Северо-Востоке СССР // Теоретические вопросы фитоиндикации. М., 1971. С. 15—31.

Bilde J. de. Place relative des écotypes calcicoles et silicoles du *Silene nutans* L. au sein des populations européenes // C. R. Acad. Sci. 1974. Ser. D. P. 251—254.

Gigon A. Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden // Veröffentlich. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochschule. 1971. H. 48. S. 1—179.

Tosca C., Labroue L. Calcicole et calcifuges: composition minérale de quelques espèces des pelouses d'altitudes // Acta oecologica. 1981. Vol. 2(16). P. 149—154.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XI 1992

SUMMARY

The comparative research of acid and basic soils on the siliceous and limestone rocks has been made in the South-East of Chukotka Peninsula. According to petrographical description of rocks, agrochemical characteristics of soils and the vegetation features of 5 groups of ecotopes (habitats) have been distinguished. Their soils have different basicities, levels of exchangeable Ca and Mg, available K, mobile forms of Fe, Mn, Zn and Cu. The essential role of Ca^{2+} in the regulation of ionic composition of medium was also revealed.

УДК 58.526.33/.35(470.22)

© Бот. журн., 1994 г., т. 79, № 2

С. И. Грабовик

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ГРЯДОВО-МОЧАЖИННЫХ КОМПЛЕКСОВ БОЛОТ СЕВЕРНОЙ КАРЕЛИИ

S. I. GRABOVIK. THE BIOLOGICAL PRODUCTIVITY OF RIDGE-HOLLOW MIRE COMPLEXES OF THE NORTHERN KARELIA

Проанализированы различия в функционировании болотных экосистем с позиций фитомассы, ее продуктивности и структуры на 2 наиболее распространенных типах болот северной Карелии: аапа — во внутренних районах и южноприбеломорских грядово-мочажинно-озерковых дистрофных — на Прибеломорской низменности. Установлено, что в продукционном процессе на аапа болотах особую роль играют структурные элементы растительного покрова: чем бóльщую площадь занимают малопродуктивные мочажины, тем ниже общая продуктивность болот. В изученном грядово-мочажинном дистрофном комплексе запасы фитомассы и ее фракционный состав на грядах и мочажинах одинаковы, но структура фитомассы различна.

Первые исследования биологической продуктивности растительных сообществ и процессов обмена между растениями и почвой, позволяющие выявить механизмы функционирования болотных экосистем, были проведены при выполнении Международной биологической программы.

В дальнейшем в связи с ростом гидролесомелиоративных работ возникла острая необходимость углубленного биогеоценотического изучения естественных и осушенных болот. Имелось слабое представление о последствиях массового осушения болот для разных регионов нашей страны, а также для биосферы в целом, в частности для продуцирования кислорода и связывания углекислоты атмосферы (Заварзин, 1989; Вомперский, 1991). Были выполнены исследования по программе «Глобальные изменения климата и окружающей среды», основанной на экосистемном, биогеоценотическом подходе и отвечающей рациональному природопользованию.

К настоящему времени накоплен обширный материал по биологической продуктивности разных типов болот в средне- и южнотаежной подзонах (Елина, 1977; Елина, Кузнецов, 1977; Антипин, 1980; Елина и др., 1984). Для северной тайги подобные сведения немногочисленны. Цель данной статьи — сравнительная оценка продуктивности растительного покрова на основных типах болот в северотаежной подзоне Карелии. Для этого нами были проведены геоботанические и торфоведческие исследования 2 наиболее распространенных типов болот северной Карелии: 1) аапа — во внутренних районах, 2) южноприбеломорских грядово-мочажинно-озерковых дистрофных — на Прибеломорской низменности. Основанием для выбора этих типов болот послужили слабая изученность их продуктивности и большая территория, занимаемая ими в северной Карелии (первый — 38, второй — 26% общей площади региона).

Болотные массивы аапа типа господствуют в северной Карелии (за исключением Прибеломорской низменности). Их общая ботаническая, морфологическая и торфоведческая характеристика имеется в целом ряде работ (Юрковская, 1964, 1980; Кузнецов, 1982). Характерным признаком этих болот является комплексность центральной части. О. Л. Кузнецов (1982) выделил в динамическом ряду форм микрорельефа аапа болот 4 типа комплексов — кочковато-топяной, грядово-мочажинный, грядово-мочажинно-озерковый и грядово-озерковый.

Южноприбеломорские дистрофные болота имеют плосковыпуклую или вогнутовыпуклую форму поверхности и расчленяются на 2 части — центральное плато и склоны (Елина, 1971; Юрковская, 1980). Центральная часть болота — плато — занята грядово-мочажинно-озерковыми и грядово-озерковыми регрессивными комплексами.

Объекты и методы исследований

Научно-исследовательские работы выполнялись апробированными и модифицированными методами (Программа..., 1966) на основных болотных комплексах, выделенных на изучаемых типах болот. В пределах этих комплексов были заложены постоянные пробные площади, на которых исследовались структура растительного покрова и биологическая продуктивность. Горизонтальную структуру растительного покрова изучали методом крупномасштабного картирования (Галкина, 1963; Юнатов, 1964). Площадь картируемого участка зависела от сложности структуры, размеров отдельных элементов микрорельефа комплекса и составляла от 50 до 150 м^2. Одновременно с изучением горизонтальной структуры растительного покрова определяли биологическую продуктивность по соответствующим методикам (Родин, Базилевич, 1965; Программа..., 1966, 1974). Отбор образцов надземной фитомассы из травяно-кустарничкового и мохового ярусов производили в июле с площадок 0.1 м^2 (с использованием круга Раункиера). Образцы отбирали в 10-кратной повторности отдельно по элементам микрорельефа во всех выделенных микроценозах. Образцы срезали на границе живой и мертвой частей сфагновых мхов или на уровне поверхности торфа. Перед срезанием на площадках определяли проективное покрытие всех видов растений, затем надземную фитомассу разбирали по видам, все фракции взвешивали, данные пересчитывали на абсолютно сухое вещество (АСВ).

Грядово-мочажинный комплекс [пробная площадь (далее — пр. пл.) 1] находится вдоль западной окрайки болотного массива аапа типа Северное Шуезерское, расположенного на северном берегу оз. Шуезеро. Во флористическом составе грядово-мочажинного комплекса отмечено 55 видов: деревьев — 3, кустарников — 2, кустарничков — 5, трав — 31, мхов — 14. На повышениях для кустарничкового яруса характерны *Calluna vulgaris* (L.) Hull с примесью *Betula nana* L., *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus palustris* Pers.,[1] для травяного — *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Carex lasiocarpa* Ehrh. и *Menyanthes trifoliata* L. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 40—60%. Моховой покров сплошной, состоит из *Sphagnum subfulvum* Sjoers, *S. warnstorfii* Russ.[2] с небольшой примесью зеленых мхов. Отдельные экземпляры *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. 1.0—1.5 м выс. приурочены к наиболее высоким частям гряд. Растительный покров мочажин разреженный, в травяном ярусе доминируют *Carex livida* (Wahl.) Willd., *C. lasiocarpa*, проективное покрытие травяного яруса 15—50%.

---

[1] Названия цветковых растений приводятся по работе М. Л. Раменской и В. Н. Андреевой (1982).

[2] Названия сфагновых мхов приводятся по работе Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1968).

В грядово-мочажинном комплексе гряды занимают 32, мочажины — 68%. Уровень грунтовых вод (УГВ) под грядами находится на глубине 30 см. Вода в мочажинах стоит высоко (на 2—10 см выше поверхности торфяного дна). Торфяная залежь в этом комплексе от 1.5 до 2.0 м толщ., низинная — осоковая.

Представителем южноприбеломорского грядово-мочажинно-озеркового дистрофного типа является болото Вирменское, расположенное на побережье Белого моря. Флора бедна, всего насчитывается 32 вида: деревьев — 2, кустарничков — 6, трав — 8, мхов и лишайников — 16. В изученном грядово-мочажинном комплексе (пр. пл. 2) гряды (30% площади) заняты ассоциацией Calluna vulgaris—Empetrum nigrum—Cladina, проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 35, мохово-лишайникового — 80%; сфагновые мхи *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr, *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens и *S. nemoreum* Scop. окаймляют гряды, их проективное покрытие 20%.

Растительный покров травяно-сфагновых мочажин, занимающих 15% площади комплекса, несплошной, в них развиты сообщества ассоциации Andromeda polifolia—Carex limosa—Sphagnum balticum, проективное покрытие первого доминанта — 9, второго — 10, третьего — 85%. Более половины площади комплекса (55%) занимают мочажины с голым торфом, в которых распространены отдельные пятна *Gymnocolea inflata* (Huds.) Dum (проективное покрытие 15%) с примесью *Cladapodiella fluitans* (Ness) Buch, другие растения практически отсутствуют.

Результаты и обсуждение

Запасы надземной фитомассы и ее фракционный состав на грядах и в мочажинах аапа болот значительно различаются в зависимости от видового состава и структуры растительного покрова.

В изученном грядово-мочажинном комплексе (пр. пл. 1) формирование комплекса сопровождается сукцессиями растительного покрова как мочажин, так и гряд. На грядах формируются травяные сообщества со *Sphagnum warnstorfii*, *S. subfulvum* и *S. fuscum*. В мочажинах в связи с застоем воды и ухудшением аэрации корнеобитаемого слоя растительный покров изреживается, в результате чего биологическая продуктивность уменьшается. То же самое наблюдал Кузнецов (1982) при изучении комплексов аапа болот в Кемском р-не Карелии.

По нашим данным, запасы фитомассы увеличиваются от микроценозов мочажин и озерков до микроценозов гряд за счет фитомассы мхов и кустарничков (табл. 1). В микроценозах гряд запасы фитомассы резко возрастают от 14 до 50 ц/га. В мочажинах продуктивность находится в прямой зависимости от увлажнения и связанных с ним густотой и видовым составом травостоя: при УГВ около 0—+2 см она составляет 10 ц/га, с увеличением обводненности в озерках до + 10 см снижается до 6.6 ц/га. Годичная продукция изменяется одновременно с запасами фитомассы: на грядах она колеблется от 9.7 до 16 ц/га и зависит в основном от годичного прироста мхов, в мочажинах — от 6.6 до 10 ц/га (табл. 1).

Литературные данные по запасам фитомассы аапа болот немногочисленны. Результаты, полученные Кузнецовым (Елина и др., 1984) на аапа болотах Кемского р-на, близки к полученным нами. По его данным, фитомасса растительных сообществ мочажин колеблется в пределах от 3.7 до 8.3, а фитомасса гряд — от 47 до 61.5 ц/га.

ТАБЛИЦА 1

Надземная фитомасса (Ф) и годичная продукция (П) грядово-мочажинного комплекса болота Северное Шуезерское, ц/га на АСВ

Видовой состав	Микроценозы									
	1		2		3		4		5	
	Ф	П	Ф	П	Ф	П	Ф	П	Ф	П
Кустарнички										
Andromeda polifolia	0.45	0.14	0.25	0.25	0.1	0.03	—	—	—	—
Oxycoccus palustris	0.1	0.03	0.1	0.03	0.1	0.03	—	—	—	—
Итого	0.55	0.17	0.35	0.28	0.2	0.06	—	—	—	—
Травы										
Molinia caerulea	1.5	1.5	1.1	1.1	1.9	1.9	—	—	—	—
Baeothryon alpinum	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	—	—	—	—
Carex lasiocarpa	1.6	1.6	1.6	1.6	1.5	1.5	1.1	1.1	0.6	0.6
C. dioica	0.5	0.5	0.5	0.5	0.9	0.9	0.2	0.2	—	—
C. chordorrhiza	0.2	0.2	0.6	0.6	—	—	1.3	1.3	—	—
C. limosa	—	—	—	—	0.5	0.5	1.6	1.6	0.74	0.74
C. livida	—	—	—	—	—	—	4.4	4.4	0.93	0.93
Eriophorum polystachion	—	—	—	—	0.7	0.7	0.6	0.6	1.6	1.6
Eriophorum latifolium	—	—	—	—	1.0	1.0	—	—	—	—
Equisetum fluviatile	0.13	0.13	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	0.1
Juncus stygius	—	—	—	—	—	—	—	—	1.17	0.17
Drosera rotundifolia	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	0.92	0.92	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	2.4	2.4
Rhynchospora alba	—	—	—	—	—	—	0.1	0.1	0.1	0.1
Saussurea alpina	0.21	0.21	+	+	—	—	—	—	—	—
Selaginella selaginoides	—	—	—	—	0.3	0.3	—	—	—	—
Solidago virgaurea	0.6	0.6	—	—	—	—	—	—	—	—
Utricularia intermedia	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
Итого	5.86	5.86	4.7	4.7	7.6	7.6	9.9	9.9	6.64	6.64
Мхи										
Sphagnum subfulvum	44.0	11.0	+	+	—	—	—	—	—	—
S. warnstorfii	+	+	38.0	9.9	—	—	—	—	—	—
Campylium stellatum	—	—	—	—	5.94	2.02	—	—	—	—
Итого	44.0	11.0	38.0	9.9	5.94	2.02	—	—	—	—
Всего надземной фитомассы	50.41	17.03	43.05	14.88	13.74	9.68	9.9	9.9	6.64	6.64
Площадь микроценозов, %	24.0		5.0		3.0		65.0		3.0	
УГВ, см	30.0		25.0		12.0		+2.0		+10.0	

Примечание. Микроценозы: 1 — Molinia caerulea + Carex lasiocarpa — Sphagnum subfulvum; 2 — Molinia caerulea + Carex lasiocarpa — Sphagnum warnstorfii; 3 — Molinia caerulea + Carex lasiocarpa — Campylium stellatum; 4 — Carex livida; 5 — Carex lasiocarpa, Eriophorum polystachion, Utricularia minor.

В изученном грядово-мочажинном дистрофном комплексе (пр. пл. 2) запасы фитомассы и ее фракционный состав на грядах и мочажинах схожи (табл. 2), но структура фитомассы различна: на грядах она складывается из фитомассы кустарничков и лишайников, а в мочажинах — в основном за счет сфагновых мхов. В составе надземной фитомассы гряд 62% приходится на мхи и лишайники, 36 и 2% — соответственно на долю кустарничков и трав. В суммарном годичном приросте фитомассы значительна роль кустарничков —

ТАБЛИЦА 2

Надземная фитомасса (Ф) и годичная продукция (П) дистрофного грядово-мочажинного комплекса, ц/га АСВ

Видовой состав	Гряды		Мочажины	
	Ф	П	Ф	П
Кустарнички				
Andromeda polifolia	8.0	2.4	2.43	0.75
Calluna vulgaris	4.3	1.3	—	—
Empetrum nigrum	8.4	2.5	0.45	0.14
Oxycoccus palustris	0.4	0.1	0.9	0.28
Итого	21.1	6.3	3.78	1.15
Травы				
Carex limosa	—	—	2.53	2.53
Eriophorum vaginatum	0.26	0.26	0.6	0.6
Drosera rotundifolia	+	+	—	—
Rhynchospora alba	—	—	3.18	3.18
Rubus chamaemorus	1.0	1.0	—	—
Итого	1.26	1.26	6.31	6.31
Мхи				
Sphagnum balticum	—	—	40.45	12.1
S. fuscum	6.6	1.65	—	—
S. papillosum	—	—	+	+
S. tenellum	—	—	+	+
Cladina	29.5	2.95	—	—
Итого	36.1	4.6	40.45	12.1
Всего надземной фитомассы	58.46	12.16	50.54	19.56

52%, травы и лишайники образуют 10 и 38% соответственно. Годичная продукция гряд и мочажин различается мало. Годичная продукция растительных сообществ на грядах составляет 21% от их фитомассы, в мочажинах — 39%.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. На аапа болотах в изученном нами грядово-мочажинном комплексе фитомасса и ее фракционный состав на грядах и в мочажинах различаются в зависимости от видового состава и структуры растительного покрова. В продукционном процессе особенно значительна роль структурных элементов растительного покрова: чем бо́льшую площадь занимают малопродуктивные мочажины, тем ниже общая продуктивность болот. С учетом этого фактора можно заключить, что запасы фитомассы на понижениях составляют 6.6, а на грядах — 14.7 ц/га. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о низкой продуктивности мочажин и в целом аапа комплексов.

2. В изученном грядово-мочажинном дистрофном комплексе запасы фитомассы и ее фракционный состав на грядах и в мочажинах сходны, но структура фитомассы различна. На грядах запасы надземной фитомассы составляют 58 ц/га, доля лишайников в суммарной фитомассе равна 30 ц/га. В суммарном годичном приросте значительна роль кустарничков — 52%, травы и лишайники составляют 10 и 38% соответственно. В продукционном процессе участие лишайников незначительно, несмотря на то что в формировании растительного покрова они играют значительную роль (проективное покрытие 90—100%).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К. Структура болотных фаций некоторых болот южной Карелии // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск, 1980. С. 113—135.

Вомперский С. Э. Лес и болото: особенности круговорота веществ и проявления биосферной роли // Лесоведение. 1991. № 6. С. 54—64.

Галкина Е. А. Черты сходства и отличия между классификацией торфяных месторождений и классификацией болотных урочищ // Уч. зап. Тартуск. ун-та. Тарту, 1963. Вып 145. С. 35—45.

Елина Г. А. Типы болот Прибеломорской низменности // Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск, 1971. С. 51—79.

Елина Г. А. Типы болот Шуйской равнины // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977. С. 5—18.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л. Биологическая продуктивность болот южной Карелии // Там же. С. 105—123.

Елина Г. А., Кузнецов О. Л., Максимов А. И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л., 1984. 128 с.

Заварзин Г. Грядет самый крупный кризис со времени оледенения. Готовы ли мы это понять? // Знание — сила. 1989. № 9. С. 9—16.

Кузнецов О. Л. Структура и динамика грядово-мочажинных комплексов аапа болот северной Карелии // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1394—1400.

Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1966. 334 с; 1974. 402 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. Л., 1965. 249 с.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 112 с.

Юнатов А. А. Заложение экологических профилей и пробных площадей // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 7—36.

Юрковская Т. К. Типы болот Лоухского района КАССР // Болота и заболоченные земли Карелии. Петрозаводск, 1964. С. 34—71.

Юрковская Т. К. Болота // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 300—345.

Институт биологии КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 23 III 1993

SUMMARY

The differences in phytomass, productivity and structure of mire ecosystems in two most common mire types of Northern Karelia have been analised: aapa mires (the interior regions) and southern distrophic ridge-hollow ones (White Sea Lowland). The structural elements of vegetation cover play an important role in the production process. In the ridge-hollow distrophic complexes the phytomass and its fractional composition on ridges and in hollows are the same while the structure of phytomass is different.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582. 26
© 1994

Г. К. Хурсевич, З. Ржегакова

НОВЫЙ ВИД *ACTINOCYCLUS MUTICUS* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНОЙ БОГЕМИИ

G. K. KHURSEVICH, Z. ŘEHÁKOVÁ. A NEW SPECIES *ACTINOCYCLUS MUTICUS* (*BACILLARIOPHYTA*) FROM THE MIOCENE DEPOSITS OF SOUTHERN BOHEMIA

На основании данных электронно-микроскопических исследований приведено описание нового вида из рода *Actinocyclus* — *A. muticus*, отличающегося от других видов этого рода наличием длинных тупых шипов на границе с загибом створки, а также высокой узкой трубки двугубого выроста на внутренней поверхности загиба.

Из миоценовых отложений Чехии З. Ржегакова (Řeháková, 1965, 1971) выделила 2 разновозрастных комплекса диатомей: 1) раннемиоценовый комплекс с господством различных представителей рода *Aulacosira* Thw. (ранее они были определены как *Melosira praedistans* Jousé, *M. praegranulata* Jousé, *M. praeislandica* Jousé, *M. italica* (Ehr.) Kutz. и т. д.) в пределах Чешского среднегорья; 2) средне-позднемиоценовый комплекс Южной Богемии, в котором наряду с видами *Aulacosira* из центрических диатомей доминировали также виды рода *Actinocyclus* Ehr. (они были определены ранее как *Coscinodiscus variabilis* Freng., *C. miocaenicus* Krasske и т. д.). В составе последнего комплекса выделен новый вид из рода *Actinocyclus*. Далее приведено его описание с учетом данных электронной микроскопии.

Actinocyclus muticus Churs. et Řehak. sp. nov. — *Coscinodiscus* cf. *variabilis* Freng. sensu Řeháková, 1971. Études sur le Quaternaire dans le Monde: Pl. 5, fig. 1. — *C. stokesianus* f. *minor* Pant. sensu Řeháková, 1971, l. c.: Pl. 5, fig. 2. — *C. variabilis* Freng. sensu Řeháková, 1971, l. c.: Pl. 5, fig. 5.

Панцирь низкоцилиндрический, со вставочными ободками. Створки круглые, плоские и слабовыпуклые, 30—44 мкм в диам. Центральное поле небольшое, бесструктурное или с одной—несколькими изолированными ареолами. Ареолы локулярные, с крибрумом на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней, 10—12 в 10 мкм по радиусу створки, расположены в радиальных рядах, образующих отчетливые широкие пучки, ограниченные длинными рядами ареол. Пучок состоит из 14—18 рядов, параллельных среднему длинному ряду. На границе лицевой части створки и загиба имеются кольцо длинных тупых, неравномерно расположенных шипов и ложный узелок. Загиб створки до 5 мкм выс., со структурой из 8—12 мелких ареол в вертикальных рядах, 14—18 в 10 мкм. На середине загиба, в основании длинных рядов ареол, ограничивающих пучки на лицевой части створки, размещены двугубые выросты (5—8 на створке). На внутренней поверхности загиба они представлены высокой узкой трубкой с расширенным концом и узкой дуговидно изогнутой щелью, а на наружной поверхности они открываются небольшим отверстием (табл. I, *1—6*; II, *1—6*).

Пресноводный вымерший вид.

Тип: Чехия, Южная Богемия, карьер Леденице; диатомит, средний миоцен в массе; коллекция З. Ржегаковой; хранится в Лаборатории геологии антропогена ИГГиГ АН Беларуси (Минск), № 1 Ю. Б.

От *Coscinodiscus variabilis* Freng. (Frenguelli, 1928: lam. 14, fig. 6—9) отличается присутствием на границе лицевой части створки и загиба длинных тупых шипов, ложного узелка и отсутствием гиалиновых полос, простирающихся от границы с загибом створки по направлению к ее центру. От *Actinocyclus trapeziformis* var. *flabellatus* (Rub.) Rub. et Churs. (Рубина, Хурсевич, 1990 : 1566, табл. II, *1, 2, 6*) новый вид отличается более грубой ареолированностью створок, более широкими пучками ареол и меньшим числом двугубых выростов на створке (5—8 против 10—15 двугубых выростов на створке у *A. trapeziformis* var. *flabellatus*).

Авторы благодарят И. В. Макарову за ценные советы при описании нового вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Рубина Н. В., Хурсевич Г. К. Новые представители рода *Actinocyclus* (*Bacillariophyta*) из позднего олигоцена Западной Сибири // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1565—1567.

Frenguelli J. Diatomeas del Oceano Atlantico frente a Mar del Plata (Republica Argentina) // Anales del Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires. 1928. T. 34. P. 497—572.

Rehákova Z. Fossile Diatomeen der südböhmischen Beckenablagerungen // Rozpravy ÚUG. 1965. T. 32. 96 p.

Rehákova Z. Changements qualitatifs des associations de Diatomées dans les sediments tertiaires et quaternaires de Tchécoslovaquie // Etudes sur le Quaternaire dans le Monde. VIII Congr. INQUA. Paris, 1971. P. 275—311.

Институт геологии, геохимии
и геофизики АН Беларуси
Минск
Институт геологии
Прага

Получено 29 X 1992

SUMMARY

The description of a new species from the genus *Actinocyclus* — *A. muticus* which differs from another species of this genus by the availability of long obtuse spines on the boundary of the valve face surface and mantle as well as of rimoportula high narrow tube on the interior surface of valve, is given on the basis of results of electron-microscopic investigations.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576. 312. 75
© 1994

Н. В. Степанов

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

N. V. STEPANOV. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME HIGHER PLANTS TAXA OF THE FLORA OF KRASNOYARSK REGION

Приведены числа хромосом для 65 видов и подвидов из 26 семейств с указанием происхождения материала и места его хранения.

Polypodiophyta

Aspidiaceae

Gymnocarpium continentale (V. Petrov) Pojark., 2n = 82. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, скалы по Сосновчику (Сосновому Носку) — отрогу Кулумысского хр., 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г.[1]

Magnoliophyta

Alliaceae

Allium clathratum Ledeb., 2n = 32. Окр. Красноярского академгородка, Монастырская тропа, 55°59′ с. ш., 92°45′ в. д., 1992 г.

A. stellerianum Willd., 2n = 16. Там же, 1992 г.[2]

A. strictum Schrader, 2n = 32. Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, юго-восточный склон Осиновской горы, 1991 г.

A. vodopjanovae Friesen, 2n = 16. Окр. Красноярского академгородка, скалистые обрывы к р. Енисей, 1992 г.; 2n = 16 + 0–2B. Окраина г. Красноярска, Часовенная гора, 56°02′ с. ш., 92°50′ в. д., 1992 г.

Apiaceae

Bupleurum longifolium L. subsp. *aureum* (Fisch.) Soó, 2n = 16. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, северный склон Осиновской горы, 1991 г.

---

[1] Все образцы, упоминающиеся в работе без фамилии коллектора и места хранения, собраны автором и хранятся в гербарии Красноярского университета.

[2] Н. В. Фризеном (1988) диплоидная раса *A. stellerianum* s. l. выделена в особый вид *A. tuvinicum*, однако по всем морфологическим признакам наши образцы относятся к типичному *A. stellerianum* s. str. и при этом диплоидны.

Asteraceae

Antennaria dioica (L.) Gaertn., 2n = 28. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 1992 г.

Arctium leiobardanum Juz. et C. Serg. ex Stepanov, 2n = 36. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. д. Черная Речка, 53°10′ с. ш., 92°53′ в. д., 1989 г. (LE, NS, KRAS, КГУ).[3]

Artemisia commutata Bess., 2n = 36. Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

A. sericea Web. ex Stechm., 2n = 36. Там же, 1992 г.

Cacalia hastata L., 2n = 40. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, протока Исакина р. Малый Кебеж у Китаевой горы, 1992 г.

Cirsium serratuloides (L.) Hill., 2n = 34. Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Осиновские косогоры, 1992 г.

Crepis lyrata (L.) Froel., 2n = 12. Там же, 1992 г.

Doronicum altaicum Pall., 2n = 30. Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., Цирковое оз., 52°52′ с. ш., 93°15′ в. д., 1992 г.

Matricaria perforata Merat., 2n = 36. Красноярский край, окр. г. Минусинска, 53°35′ с. ш., 91°45′ в. д., 1992 г., Д. Вербитский.

Picris japonica Thunb., 2n = 20. Окраина г. Красноярска, о-в Отдыха, 55°59′ с. ш., 92°52′ в. д., 1992 г.

Raponticum carthamoides (Willd.) Iljin, 2n = 24. Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, северо-восточная часть Ойского хр., Буйбинский перевал, 52°48′ с. ш., 93°15′ в. д., 1992 г.

Serratula marginata Tausch., 2n = 24. Окраина г. Красноярска, Часовенная гора, 56°02′ с. ш., 92°50′ в. д., 1992 г.

Youngia tenuifolia (Willd.) Babc. et Stebb., 2n = 10. Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

Betulaceae

Betula humilis Schrank, 2n = 28. Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Киндырлыкское болото, 53°15′ с. ш., 92°59′ в. д., 1992 г.

Campanulaceae

Adenophora stenanthina (Ledeb.) Kitag., 2n = 34. Красноярский край, окр. г. Минусинска, 1992 г., Д. Вербитский.

Campanula dasyantha Bieb., 2n = 34. Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., Цирковое оз., 1990 г.

C. sibirica L., 2n = 34. Окраина г. Красноярска, о-в Отдыха, 1992 г.

Chenopodiaceae

Atriplex sagittata Borkh., 2n = 18. Там же, 1992 г.

Chenopodium hybridum L., 2n = 18. Окр. г. Красноярска, совхоз Удачный, 55°58′ с. ш., 92°39′ в. д., 1991 г. (KRAS).

C. pratericola Rydb., 2n = 18. Г. Красноярск, окр. ст. Енисей, 55°58′ с. ш., 92°50′ в. д., 1990 г. (KRAS).

Kochia prostrata (L.) Schrad., 2n = 18. Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

---

[3] Вид ранее был дан под названием *A. czerepninii* (см.: Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 113).

Cornaceae

Swida alba (L.) Opiz., **2n = 22.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, долина р. Большой Кебеж у горы Комжарки, 53°09′ с. ш., 93°02′ в. д., 1992 г.

Cucurbitaceae

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray, **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1991 г.

Cyperaceae

Eleocharis mamillata Lindb. fil., **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, р. Малый Кебеж близ устья, 53°09′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г.

Ericaceae

Rhododendron aureum Georgi, **2n = 26.** Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., перевал Полка, 52°52′ с. ш., 93°16′ в. д., 1992 г.

Fabaceae

Astragalus adsurgens Pall., **2n = 32.** Окраина г. Красноярска, о-в Отдыха, 1992 г.

A. versicolor Pall., **2n = 48.** Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

Glycyrrhiza uralensis Fisch., **2n = 16.** Красноярский край, окр. г. Минусинска, 1992 г., Д. Вербитский.

Lathyrus gmelinii Fritsch., **2n = 14.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Осиновские косогоры, 1992 г.

Melissitus platycarpos (L.) Golosk., **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, протока Исакина у Китаевой горы, 1991 г.

Oxytropis campanulata Vass., **2n = 32.** Окраина г. Красноярска, о-в Отдыха, 1992 г.

Trifolium pratense L., **2n = 14.** Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1991 г.

Vicia sylvatica L., **2n = 14.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Солнечный ключ, 53°10′ с. ш., 92°59′ в. д., 1991 г.

Gentianaceae

Gentiana decumbens L. fil., **2n = 24.** Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

Hypericaceae

Hypericum gebleri Ledeb., **2n = 18.** Западный Саян, Сосновчик (Сосновый Носок) — северный отрог Кулумысского хр., 53°04′ с. ш., 92°57′ в. д., 1992 г.

Lamiaceae

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl., **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1992 г.

Stachys sylvatica L., **2n = 48.** Западный Саян, Кедранский хр., долина Крутого ключа — правого притока р. Большой Кебеж, 53°04′ с. ш., 93°09′ в. д., 1992 г.

Onagraceae

Circaea alpina L., **2n = 22.** Западный Саян, западный макросклон Кедранского хр. близ Крутого ключа — правого притока р. Большой Кебеж, 1992 г.

Epilobium montanum L., **2n = 18.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Осиновские косогоры, 1992 г.

E. palustre L., **2n = 18.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Солнечный ключ, 1992 г.

Orchidaceae

Cypripedium guttatum Sw., **2n = 20.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Осиновские косогоры, 1992 г.

C. macranthon Sw., **2n = 20.** Там же, 1992 г.

Malaxis monophyllos (L.) Sw., **2n = 30.** Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., долина р. Чебижек — левого притока р. Большой Кебеж в верхнем течении, 52°56′ с. ш., 93°15′ в. д., 1992 г.

Platanthera bifolia (L.) Rich., **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Осиновские косогоры, 1992 г.

Poaceae

Festuca altissima All., **2n = 14.** Западный Саян, Кедранский хр. близ устья Крутого ключа — правого притока р. Большой Кебеж, 1992 г.

Stipa sibirica (L.) Lam., **2n = 22.** Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

Polygalaceae

Polygala tenuifolia Willd., **2n = 34.** Окраина г. Красноярска, Часовенная гора, 1992 г.

Polygonaceae

Polygonum lapathifolium L. subsp. *nodosum* (Pers.) Kitag., **2n = 22.** Красноярский край, Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1992 г.

Rumex aquaticus L. subsp. *aquaticus*, **2n = 100.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, переправа через р. Большой Кебеж, 1992 г.

Ranunculaceae

Aconitum volubile Pall. ex Koelle, **2n = 16.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора у протоки Исакиной, 1992 г.

Aquilegia borodinii Schischk., **2n = 14.** Западный Саян, северо-восточная часть Кулумысского хр., Цирковое оз., 1992 г.

Caltha membranacea (Turcz.) Schipcz., **2n = 16.** Окрестности г. Красноярска и д. Базаихи, долина ручья Каштак у северной границы заповедника «Столбы», 55°57′ с. ш , 92°47′ в. д., 1992 г. (KRAS).

Rosaceae

Potentilla sajanensis Polozh., **2n = 28.** Западный Саян, северо-восточная часть Ойского хр., окр. Буйбинского перевала, 52°48′ с. ш., 93°16′ в. д., 1992 г. (КГУ, KRAS, LE, NS).

Saxifragaceae

Chrysosplenium alternifolium L., **2n = 18.** Окрестности г. Красноярска и д. Базаихи, долина ручья Каштак у северной границы заповедника «Столбы», 1992 г.

Scrophulariaceae

Veronica incana L., **2n = 34.** Окр. Красноярского академгородка, 1992 г.

Valerianaceae

Patrinia sibirica (L.) Juss., **2n = 22.** Окраина г. Красноярска, Часовенная гора, 1992 г.

Valeriana officinalis L. s. l., **2n = 14.** Западный Саян, Сосновчик (Сосновый Носок) — северный отрог Кулумысского хр., 1992 г.

Violaceae

Viola dissecta Ledeb., **2n = 40.** Окраина г. Красноярска, о-в Отдыха, 1992 г.

V. patrinii Ging., **2n = 12.** Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности деревень Григорьевки и Низкозопки, 53°15′ с. ш., 92°46′ в. д., 1992 г.

В заключение выражаю искреннюю благодарность Е. Н. Муратовой за содействие в выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Фризен Н. В. Луковые Сибири. Новосибирск, 1988. 185 с.

Красноярский государственный университет — Получено 17 VI 1993

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.5(47 + 57)

© 1994

СЕРГЕЙ ПЕТРОВИЧ СМЕЛОВ КАК ЛУГОВЕД

(к 100-летию со дня рождения)
(1894—1973)

T. A. RABOTNOV. SERGEI PETROVICH SMELOV AS INVESTIGATOR OF MEADOWS (TO THE 100 ANNIVERSARY OF HIS BIRTH)

Сергей Петрович Смелов родился 26 марта 1894 г. в г. Мелеки Владимирской губ. В 1917 г. он закончил естественное отделение физико-математического факультета Московского университета по специальности «агрономическая химия и почвоведение», а в 1920 г. — высшие курсы по луговодству. На курсах читали лекции В. Р. Вильямс по луговедению и В. В. Алехин по фитосоциологии, излагая порой противоположные положения. С. П. увлекся учением Вильямса о луге и до конца своей жизни с большим уважением относился к В. Р. Вильямсу. В 1922 г. на базе Станции по изучению кормовых растений «Качалкино» (под Москвой) был создан Государственный луговой институт, для работы в котором С. П. был привлечен директором института А. М. Дмитриевым. В этом институте, переименованном в 1930 г. во Всесоюзный исследовательский институт кормов, С. П. проработал до конца своей трудовой деятельности.

Организаторы Лугового института Вильямс и Дмитриев хорошо понимали значение луговедения как теоретической основы практического луговодства, поэтому в системе института был организован отдел луговедения, которым заведовал сам Вильямс. В задачу отдела входило выявление основных типов лугов и болот, разработка их генетической классификации, установление закономерностей их распределения в пределах нашей страны. Эти вопросы в то время считались особенно актуальными, потому что природные условия, в которых формировались луга и болота, чрезвычайно разнообразны, а каждый тип луга рассматривался как особый объект луговодства, так как без учета его природных условий нельзя было рассчитывать на успех в применении приемов луговодства. В составе отдела луговедения вначале были три экспедиции по изучению различных объектов исследования — болот, поемных и материковых лугов. В 1925 г. была организована еще одна — по изучению лугов и болот Сибири. Для руководства экспедициями директор Лугового института Дмитриев привлек закончивших высшие курсы по луговодству и имевших университетское образование А. Я. Бронзова (экспедиция по изучению лугов и болот Сибири), Р. А. Еленевского (экспедиция по изучению поемных лугов), Д. П. Мещерякова (экспедиция по изучению болот), С. П. Смелова (экспедиция по изучению материковых лугов). Выбор руководителей оказался очень удачным: все они сформировались как крупные исследователи и внесли существенный вклад в разработку проблем луговедения и болотоведения. Следует отдать должное Дмитриеву, проявившему смелость в выдвижении на ответственную работу молодых, в то время еще не зарекомендовавших себя специалистов.

Вильямс, заведовавший отделом луговедения, предоставлял руководителям экспедиций полную свободу действий. Исследователи рассматривали луг как сложное природное образование, компонентами которого являются помимо растительности почва, материнская порода, условия увлажнения, рельеф. Луг, а также болото понимались по сути дела, если использовать современную терминологию, как биогеоценозы (экосистемы). Такая концепция луга послужила основанием для признания группы исследователей лугов и болот Государственного лугового института как особой (качалкинской) школы луговедов.

Общим для всех экспедиций было большое внимание, уделяемое условиям произрастания растений, характеристике «местообитаний», насколько это было возможно при маршрутных исследованиях, и особенно общей ориентировке выделяемых типов в ландшафте. Придавая этому огромное значение, Бронзов и Смелов целый год слушали лекции проф. А. А. Борзова по геоморфологии в Московском университете. Для выяснения закономерностей распределения типов лугов и болот в зависимости от рельефа широко применялась нивелировка, инструментальная или барометрическая (экспедиция по изучению материковых лугов), изучался водный режим. Специальные наблюдения (Бронзов, Еленевский) были проведены над половодьем и отложением наилка в поймах рек. Проводились анализы почвенно-грунтовых вод.

Не менее важным было исследование почв. Как правило, на типичных участках наряду с описанием растительности приводилось описание почвы, причем на пойменных и низинных лугах глубина почвенных разрезов определялась уровнем залегания почвенно-грунтовых вод. Совмещение в одном лице геоботаника и почвоведа было характерно для исследователей «качалкинской школы». Помимо них, пожалуй, лишь Л. Г. Раменский применял подобный комплексный подход при изучении лугов.

О том, что это не было обычным явлением, можно судить по вопросу, заданному автору этих строк ассистентом кафедры ботаники Кубанского сельскохозяйственного института И. С. Косенко (впоследствии — заведующим этой кафедрой), проходившим в 1926 г. стажировку в экспедиции по изучению материковых лугов: «Скажите, кто же вы — ботаники или почвоведы?». «Не ботаники и не почвоведы, мы — луговеды», — ответил я.

Сотрудники экспедиций ежегодно проводили очень много описаний растительности (луговой, болотной, частично лесной). На основе этих описаний легко было выделить большое количество ассоциаций, используя принцип их выделения по доминантам. Однако выделение ассоциаций было принято лишь в работах Бронзова. Остальные исследователи использовали описания растительности наряду с характеристикой почв, условий увлажнения и др. как один из признаков выделяемых типов лугов и болот.

В экспедициях сложилась творческая атмосфера, и это неудивительно: их возглавляли сравнительно молодые люди, молодой была и сама научная дисциплина — луговедение, и каждый полевой день, особенно в первые годы существования экспедиций, приносил что-то новое. Очень важна была и уверенность исследователей в том, что все они выполняют необходимую для теории и практики луговодства работу. Это отношение поддерживалось и развивалось директором института Дмитриевым, сумевшим создать в институте обстановку трудового энтузиазма. Большинство сотрудников работали и в летний, и в зимний периоды, не считаясь со временем. Все необходимое по обработке собранных материалов, в том числе анализы почвы, выполнялось силами сотрудников экспедиций.

Экспедиция по изучению материковых лугов, которую возглавлял С. П. Смелов (основные сотрудники А. Ф. Любская, Т. А. Работнов), в период с 1922 по 1924 г. работала в районах распространения Ярославской породы крупного рогатого скота. Результаты исследований были опубликованы в книге Смелова «Луга Заволжья Ярославской губернии» в 1927 г. В ней нашло отражение дарование Смелова как оригинального исследователя-натуралиста. С использованием геоморфологического подхода к изучению растительности автор установил основные закономерности типов лугов, охарактеризовал их главные природные свойства (особенности увлажнения, почвы, растительность). Была разработана методика проведения маршрутных исследований путем изучения условий увлажнения, почв, растительности по профилям (с барометрической нивелировкой), закладываемым в областях верхнего, среднего и нижнего течений речек, впадающих в крупные реки.

Применение этой методики позволило установить основные закономерности в распределении типов лугов и охарактеризовать их природные свойства (условия увлажнения, почвы, растительность). Придавая большое значение в формировании типов лугов условиям увлажнения, Смелов создал классификацию типов лугов на основе различий питающих их вод.

Эта книга, напоминающая некоторые работы И. М. Крашенинникова, явилась крупным (в том числе методическим) вкладом в луговедение. Таким образом, С. П. Смелов уже первой своей печатной работой проявил себя как оригинальный, талантливый исследователь.

Для характеристики химических свойств почв Смелов изучал поглощающий комплекс почв (емкость поглощения, ненасыщенность), а также актуальную реакцию почв (pH), что вполне оправдывалось тем, что исследования проводились в зоне подзолистых почв.

Обобщение обширного материала по pH почв лугов двух регионов (бывш. Смоленской и Северо-Двинской губерний) стало второй крупной работой С. П. Смелова (совместно с Т. А. Работновым), вышедшей под названием «Материалы к изучению реакции луговых почв и распределения в связи с ней луговой растительности» (1929). В этой работе показано, что реакция почв не является решающим фактором в распределении растений, как полагали в то время некоторые исследователи. Выделены группы видов растений, по-разному реагирующие на реакцию почвы. Был проанализирован обширный материал по реакции почв различных типов лугов.

В этой работе Смелов использовал понятие «физиологический и экологический оптимум растений». Впоследствии это понятие независимо было применено Элленбергом (Ellenberg, 1953, 1954) и используется им до настоящего времени.

Позднее, работая в Институте кормов, Смелов начал изучать биологические свойства злаков, используемых в луговодстве, и внес существенный вклад в разработку этой проблемы. Опубликованные им монографии «Биологические основы луговодства» (1947) и «Теоретические основы луговодства» (1966) стали теоретической базой для рационального использования и улучшения лугов и оказали благоприятное влияние на исследовательские работы в области луговодства, а также на преподавание этой науки в вузах.

В последующие годы работа велась по водоразделам крупнейших рек европейской части СССР — Днепра и Западной Двины (Сычевский и Бельский уезды бывш. Смоленской губ.); Северной Двины и Вятки (Никольский уезд бывш. Северо-Двинской губ.); Оки и Дона (Нижне-Ломорский и Чембарский уезды бывш. Пензенской губ.); Волги и Западной Двины (Осташковский уезд бывш. Тверской губ.) и др. Впоследствии Смелов обобщил материалы по изучению лугов и болот водораздела Волги, Днепра и оз. Ильмень — области, представляющей собой «ледниковый комплекс», включающий в себя моренную равнину, моренный и конечно-моренный районы, район зандров, районы покровных, в том числе лёссовидных, суглинков. Это ценное обобщение осталось неопубликованным.

За период с 1925 по 1929 г. экспедицией был собран большой фактический материал. Часть его (по лугам и болотам Волго-Днепровского водораздела) вошла в рукопись Смелова «Типы естественных кормовых угодий основных геоморфологических районов в области Волго-Днепровского водораздела» (1930 г.), в которой отображены основные закономерности распределения типов лугов в пределах «ледникового комплекса» (моренный ландшафт, зандры, область покровных суглинков). Неопубликованная монография содержит сотни описаний растительности и другие фактические данные.[1]

Кроме этого, были опубликованы краткое содержание доклада Смелова на Первом совещании геоботаников-луговедов в 1927 г. о лугах Волго-Северо-Двинского водораздела и статья Работнова (1928) о болотах этого региона. Огромный и, несомненно, очень ценный материал остался неопубликованным.

В. Р. Вильямс и А. М. Дмитриев планировали работу отдела луговедения на многие годы. Предполагалось, что в итоге будет создана генетическая классификация лугов и болот и установлены основные закономерности в их распределении. Все это явилось бы научной основой для развития опытного луговодства и разработки приемов улучшения лугов, а также создания лугов на месте низинных болот. Однако в 1930 г. в разгар коллективизации срочно потребовалось решение многих вопросов сельского хозяйства, в том числе луговодства. В результате пересмотра тематики сельскохозяйственных исследовательских учреждений долговременная программа работ по изучению лугов была признана неактуальной. Геоботаническое изучение лугов и болот продолжалось лишь в порядке изучения отдельных территорий, главным образом в связи с организацией крупных животноводческих совхозов.

Хорошо задуманная и научно обоснованная программа изучения лугов оказалась свернутой. Огромный фактический материал, собранный экспедициями, не был полностью обработан и обобщен. Лишь частично он был использован в работах по инвентаризации природных кормовых угодий в 1932—1934 гг. и в некоторых других публикациях. Сегодня нельзя не испытывать глубокого сожаления по поводу того, что огромная работа, проводимая по инициативе В. Р. Вильямса и А. М. Дмитриева, не получила своего завершения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Работнов Т. А. Болота б. Никольского уезда Северо-Двинской губернии // Изв. Гос. лугового ин-та. 1928. № 4-6. С. 34—47.

Смелов С. П. Луга Заволжья Ярославской губ. // Тр. Гос. лугового ин-та. 1927. № 2. С. 5—146.

Смелов С. П. Отчет о работе экспедиции по изучению материковых лугов // Тр. совещаний по вопросам луговедения и луговодства. 1927. В. 1. С. 8—19.

Смелов С. П. Лугово-болотный комплекс водораздела Волги—Днепра и оз. Ильмень // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 2. С. 206—230.

Смелов С. П. Биологические основы луговодства. М., 1947. 231 с.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. М., 1966. 367 с.

Смелов С. П., Работнов Т. А. Материалы к изучению реакции луговых почв и распределения в связи с ней луговой растительности // Изв. Гос. лугового ин-та. 1929. № 1-3. С. 1—57.

Смелов С. П., Работнов Т. А., Любская А. Ф. Типы естественных кормовых угодий основных геоморфологических районов в области Волго-Днепровского водораздела // Рукопись. 1930. 200 с.

Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten // Ber. Dtsch. Bot. ges. 1953. Bd 65. S. 351—362.

Ellenberg H. Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde // Vegetatio. 1954. N 5/6. S. 199—211.

Т. А. Работнов

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 2 IV 1993

---

[1] Рукопись хранится в архиве кафедры геоботаники Московского университета. В 1936 г. С. П. Смелов напечатал краткое извлечение из этой работы.

CONTENTS

Page

THE I DELEGATE'S CONGRESS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY (ULIANOVSK, 1993) 1

Golubkova N. S. On the activity of the I Congress of the Russian Botanical Society 1
Resolutions of the I Delegate's Congress of the RBS 3
Blagoveshchensky V. V., Maslennikov A. V., Mordvinov A. N., Rakov N. S., Shustov M. V. Floristical and ecological problems in central part of the Volga Upland 5
Karatygin I. V. Fungal organisms and their significance in evolution of ecosystems 13
Miroslavov E. A. Structural adaptation of plants to cold climate 20

ORIGINAL ARTICLES 27

Kravtsova T. I., Geltman D. V. Pericarp and seed coat anatomy and ultrasculpture in representatives of *Urtica* (*Urticaceae*) 27
Plekhanova M. N., Rostova N. S. The analysis of variability of morphological, anatomical and biochemical characters of *Lonicera* in subsection *Caeruleae* (*Caprifoliaceae*) with the help of the method of principal components 45
Zaslavskaya T. M., Petrovsky V. V. The vascular flora from the vicinities of the Chersky settlement (Northern Yakutia) 65
Kornyushenko G. A., Solovjeva L. V. The ecological analysis of pigment contents in the leaves of mountain-tundra herbs 80

COMMUNICATIONS 102

Afonina O. M. Notes on mosses of Chukotka. 1. Propaguliferous species of the genus *Pohlia* (*Bryaceae*) 102
Novoselova M. S. The anatomical structure of fruits *Eriophorum* (*Cyperaceae*) 106
Asatryan M. Ya. Morphological features and morphogenesis of the bulbs in the genera *Vallota* and *Cyrtanthus* (*Amaryllidaceae*) 109
Pospelova E. B., Kuvaev V. B. The supplements to the vascular flora of Bolshaya Bootankaga river basin (Byrranga mountains, Central Taimyr) 112
Alekseeva-Popova N. V., Igoshina T. I., Yurtsev B. A. The vegetation and mineral composition of soils on carbonate and acid rocks (South-East of Chukotka peninsula) 117
Grabovik S. I. The biological productivity of fidge-hollow mire complexes of the Northern Karelia 127

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 133

Khursevich G. K., Řehákovâ Z. A new species *Actinocyclus muticus* (*Bacillariophyta*) from the Miocene deposits of Southern Bohemia 133

CHROMOSOME NUMBERS 135

Stepanov N. V. Chromosome numbers of some higher plants taxa of the flora of Krasnoyarsk region 135

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 140

Rabotnov T. A. Sergey Petrovich Smelov as investigator of meadows (to the 100 anniversary of his birth) 140

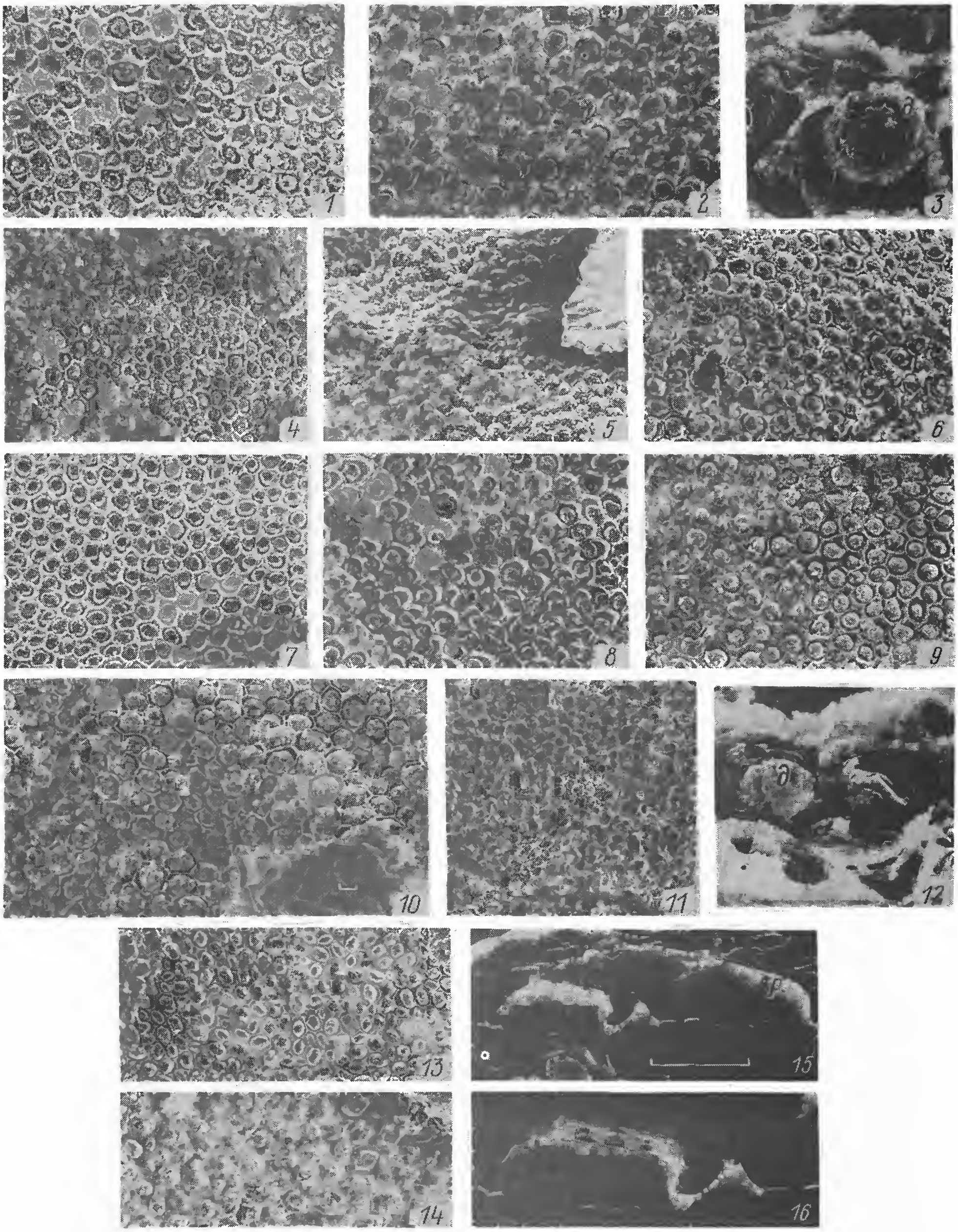


Таблица I. Поверхность кристаллоносного слоя перикарпия, друзы и кристаллы у представителей рода *Urtica*, видимые с помощью СЭМ.

1 — *U. cannabina*, *2*, *3* — *U. urens*, *4* — *U. dioica*, *5* — *U. membranacea*, *6* — *U. laetevirens*, *7* — *U. chamaedryoides* *8* — *U. mairei*, *9* — *U. platyphylla*, *10* — *U. morifolia*, *11*, *12* — *U. ferox*, *13—16* — *U. pilulifera* (*13* — на боковой стороне плода, *14* — в области ребра, *15*, *16* — кристаллы при разных увеличениях); *д*, *кр* — друзы и кристаллы на срезах перикарпия. Масштабная линейка — 10 мкм.

К с. 38

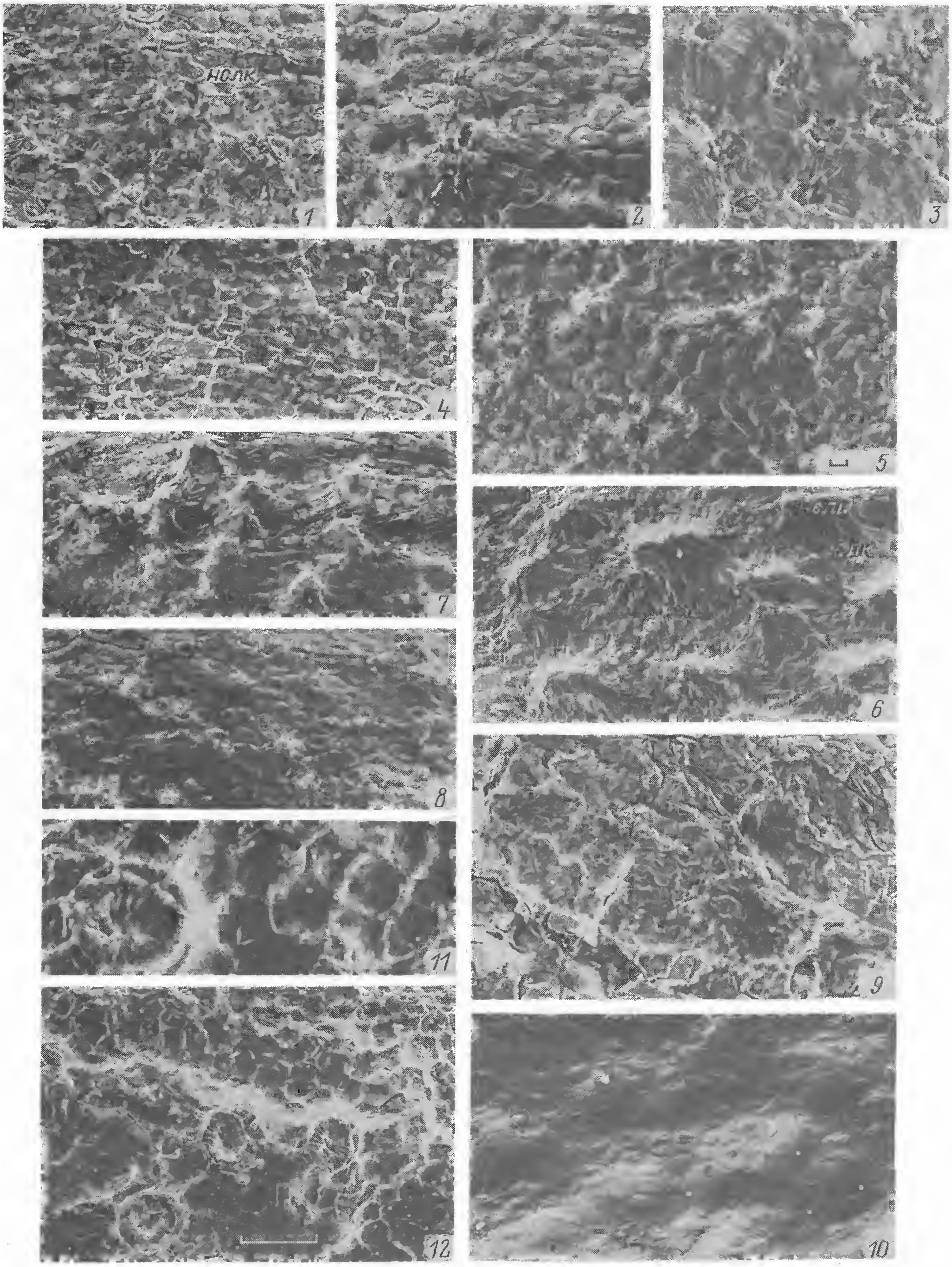


Таблица II. Поверхность перикарпия у представителей рода *Urtica*, видимая с помощью СЭМ.

1 — *U. dioica*, *2* — *U. phatyphylla*, *3* — *U. laetevirens*, *4* — *U. membranacea*, *5* — *U. cannabina*, *6* — *U. urens*, *7* — *U. mairei*, *8* — *U. chamaedryoides*, *9* — *U. ferox*, *10* — *U. pilulifera*, *11*, *12* — *U. morifolia*; *нслк* — не содержащие слизь эпидермальные клетки, *слк* — слизевые клетки. Масштабная линейка: *1*—*11* — 10; *12* — 100 мкм.

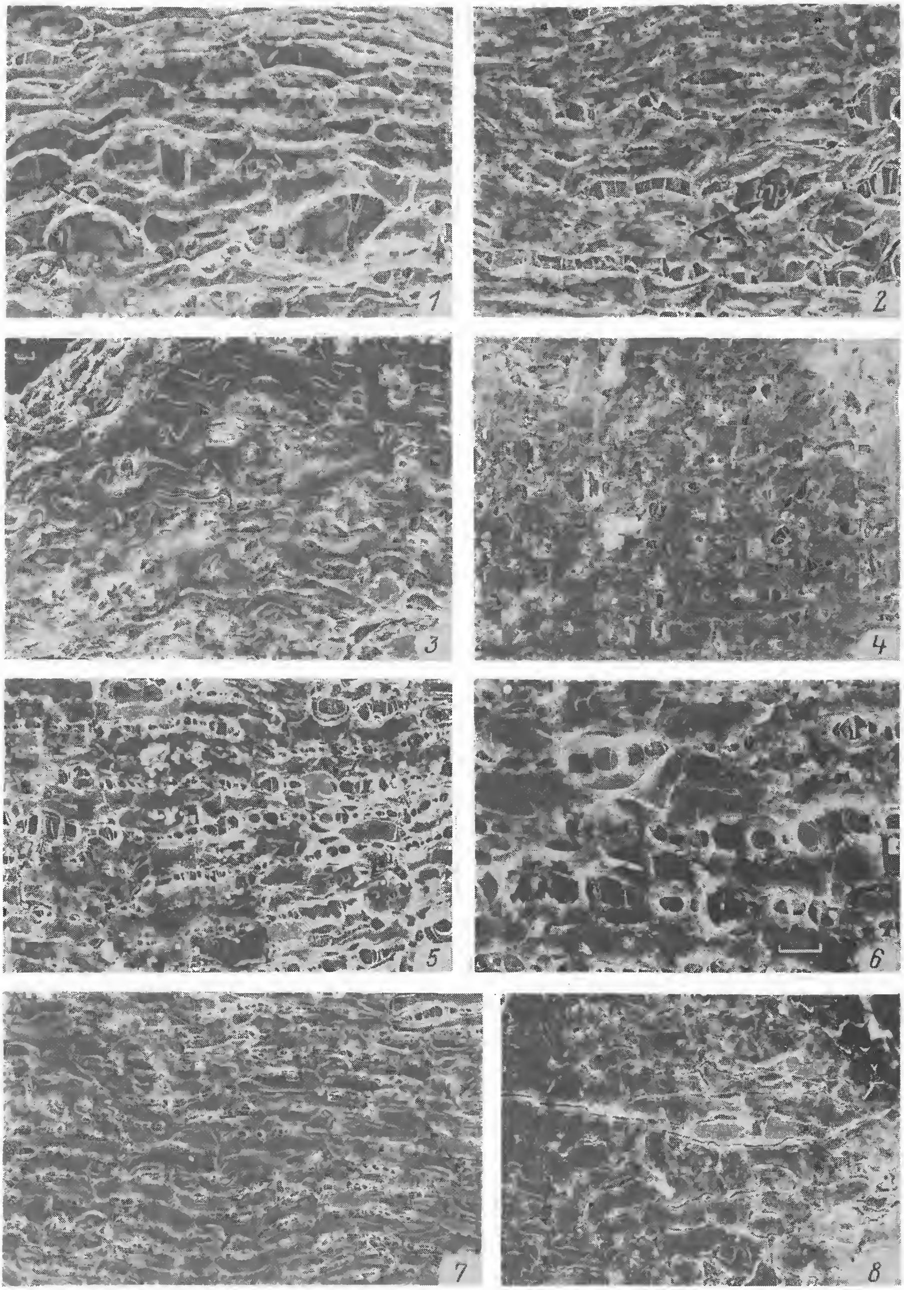
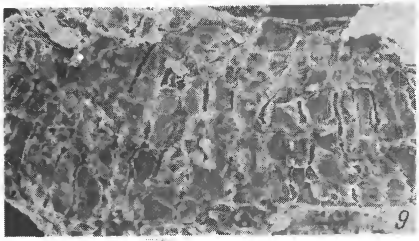
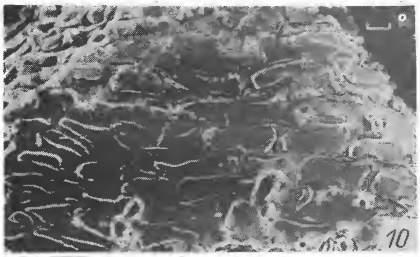


Таблица III. Поверхность семенной кожуры у представителей рода *Urtica*, видимая с помощью СЭМ.

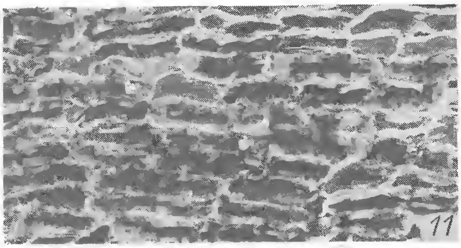
1 — *U. dioica*, *2* — *U. phatyphylla*, *3* — *U. cannabina*, *4* — *U. chamaedryoides*, *5*, *6* — *U. urens*, *7* — *U. laetevirens*, *8* — *U. ferox*, *9* — *U. membranacea*, *10* — *U. mairei*, *11—13* — *U. pilulifera* (разные семена), *14*, *15* — *U. morifolia*; *пр* — перфорации; стрелками обозначены рыхло расположенные клетки внутреннего слоя тесты. Масштабная линейка: *1—13*, *15* — 10; *14* — 100 мкм.г



9

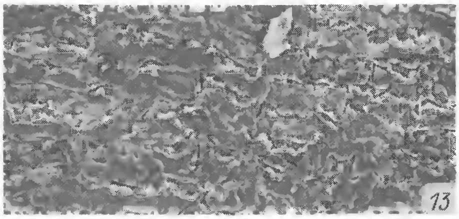


10

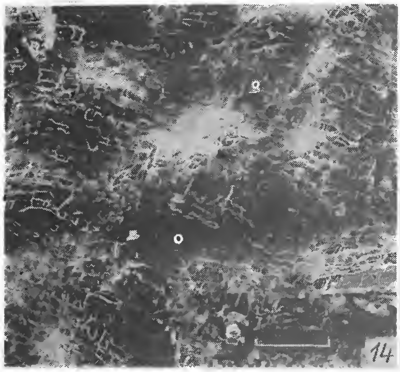


11

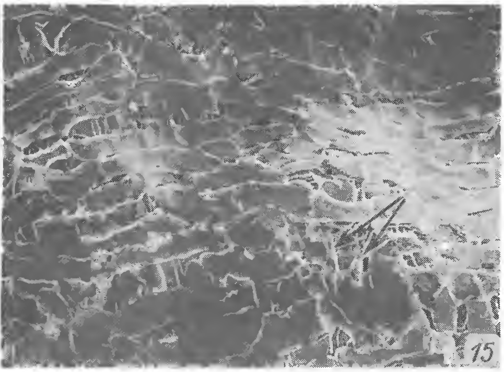
12



13



14



15

Таблица III (*продолжение*).

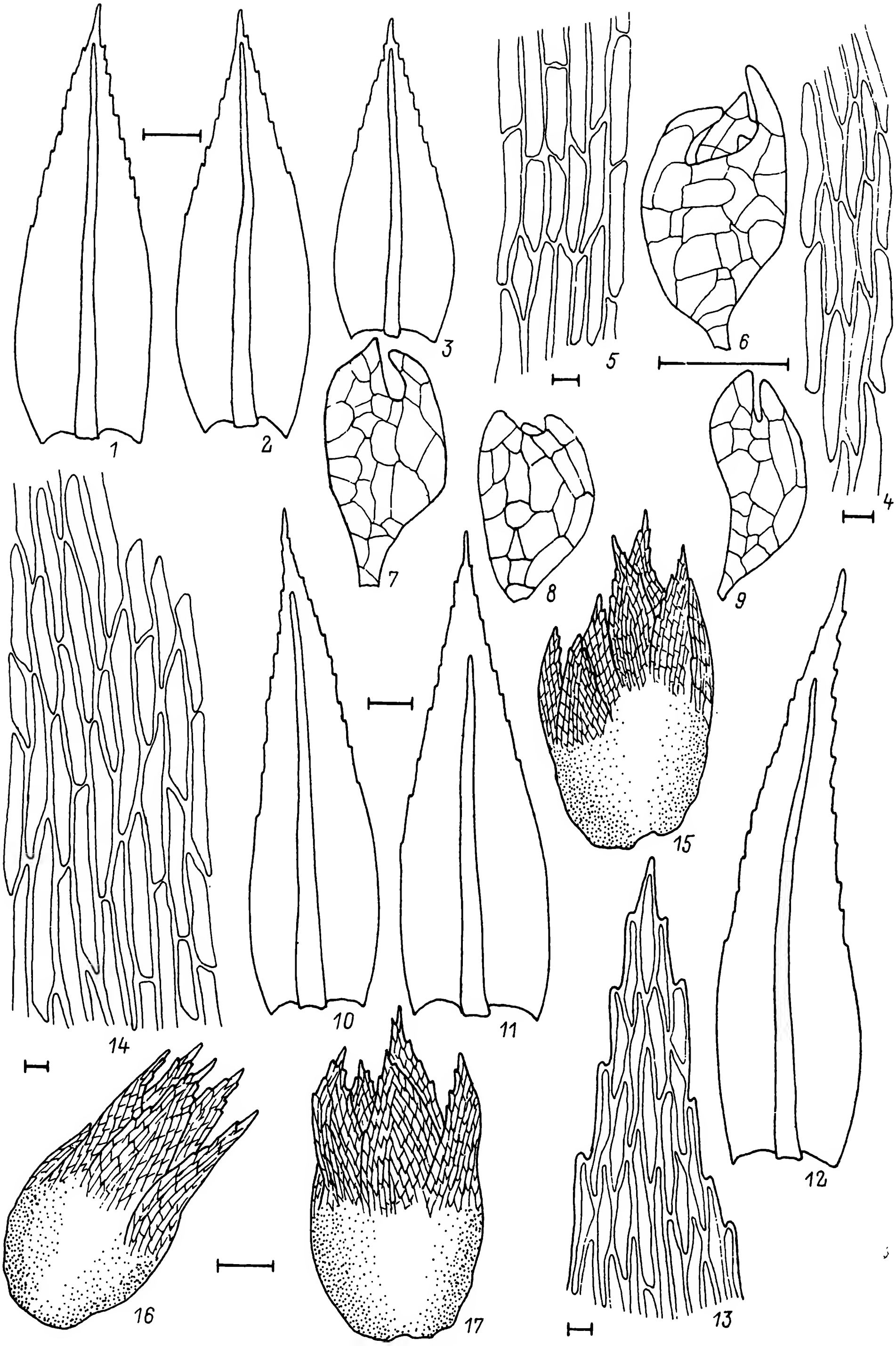


Таблица. *Pohlia andrewsii* (*1—9*) и *P. beringiensis* (*10—17*).

P. andrewsii: *1—3* — листья, *4* — клетки в верхней части листа, *5* — клетки в основании листа, *6—9* — выводковые почки; *P. beringiensis*: *10—12* — листья, *13* — верхушка листа, *14* — клетки в основании листа, *15—18* — выводковые почки. Масштабная линейка: *1* — 0.2; *4*, *5*, *13*, *14* — 0.01; *6*, *10*, *16* — 0.1 мм.

К ст. М. С. Новоселовой, с. 106

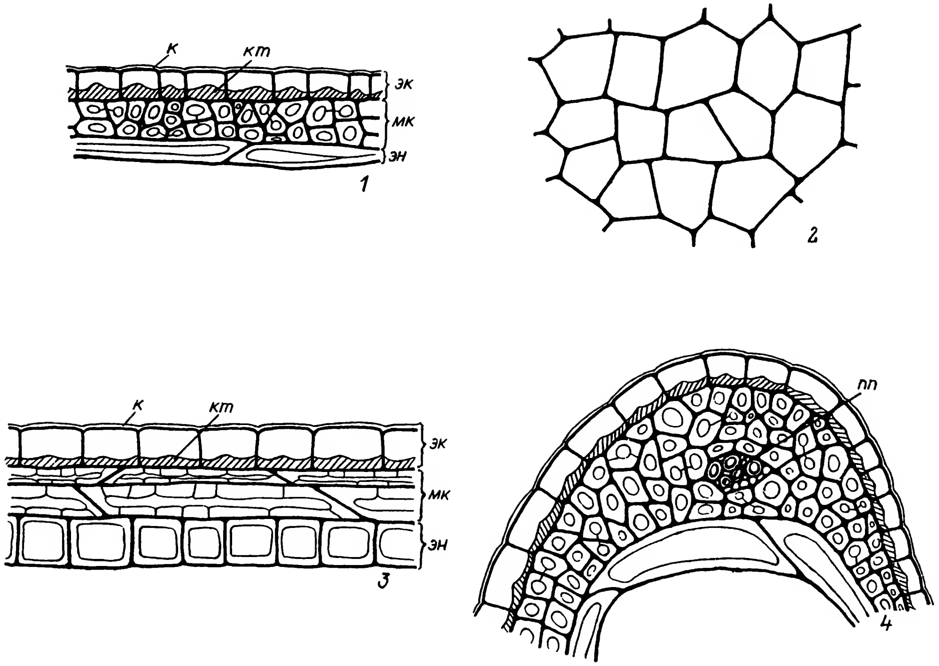


Таблица I. Строение перикарпия видов рода *Eriophorum*.

1 — поперечный срез перикарпия *E. vaginatum*; *2* — парадермальный срез клеток экзокарпия *E. gracile*; *3* — продольный срез перикарпия *E. gracile*; *4* — поперечный срез перикарпия *E. coreanum* в зоне проводящего пучка. *к* — кутикула, *кт* — кремнеземное тело, *мк* — мезокарпий, *пп* — проводящий пучок, *эк* — экзокарпий, *эн* — эндокарпий.

К с. 108

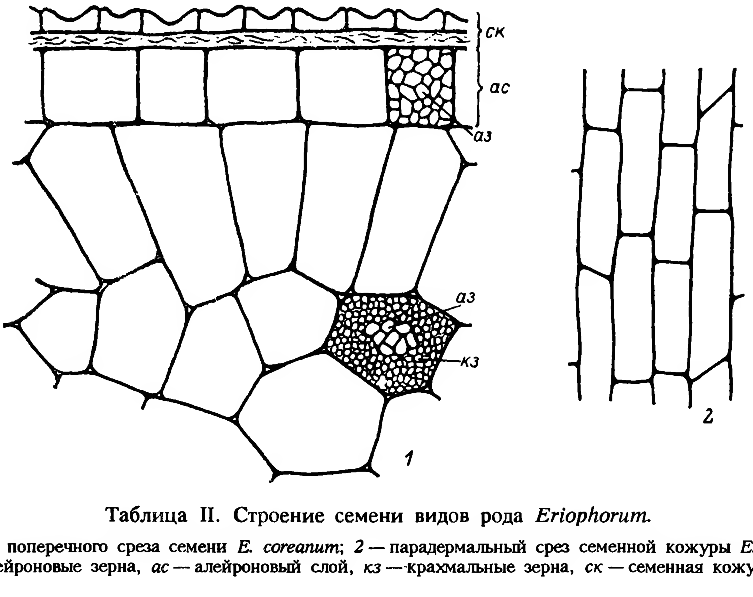


Таблица II. Строение семени видов рода *Eriophorum*.

1 — фрагмент поперечного среза семени *E. coreanum*; *2* — парадермальный срез семенной кожуры *E. humile*. *аз* — алейроновые зерна, *ас* — алейроновый слой, *кз* — крахмальные зерна, *ск* — семенная кожура.

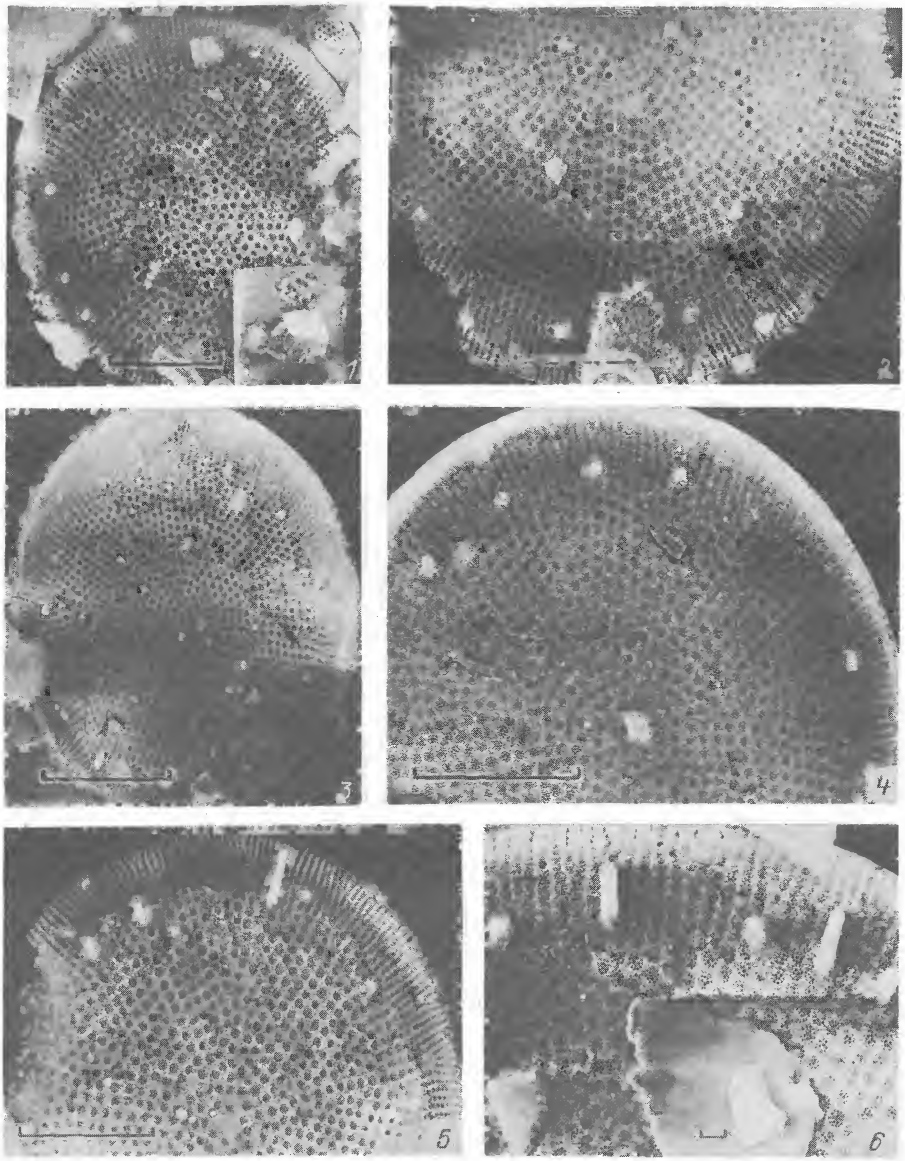


Таблица I. *Actinocyclus muticus.*

1, *3* — структура наружной поверхности створки с отчетливыми пучками ареол и кольцом неравномерно расположенных шипов на границе с загибом створки; *2*, *4*—*6* — фрагменты наружной поверхности створки с крибрумом ареол и шипами. *1*—*6* — СЭМ. Масштабная линейка: *1*—*5* — 10; *6* — 1 мкм.

К с. 133

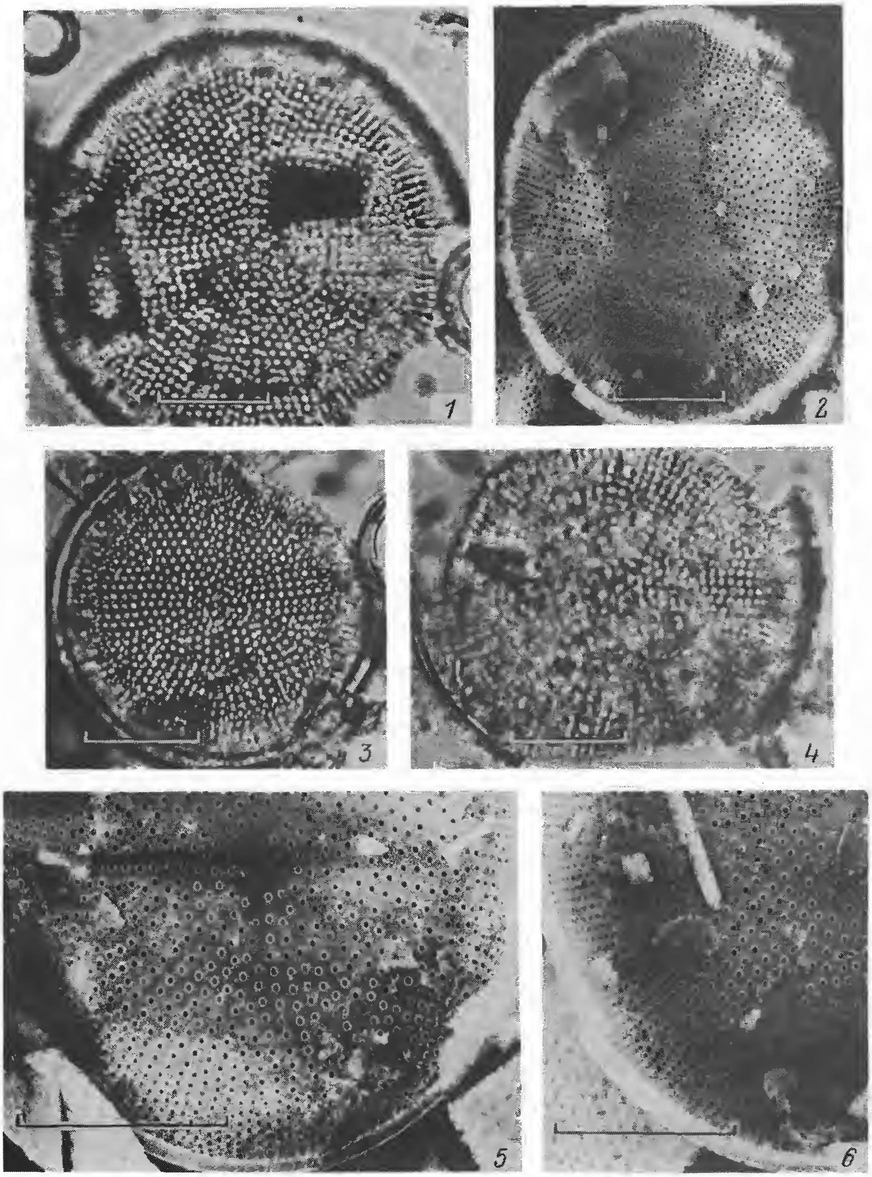


Таблица II. *Actinocyclus muticus.*

1, 3, 4 — общий вид створки; *2* — внутренняя поверхность створки с фораменами ареол и краевым кольцом сломанных двугубых выростов; *5, 6* — фрагменты внутренней поверхности створки с краевым кольцом двугубых выростов. *1, 3, 4* — СМ; *2, 5, 6* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—6* — 10 мкм.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

I ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД РОССИЙСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (УЛЬЯНОВСК, 1993 г.) 1

Голубкова Н. С. О работе I съезда Российского ботанического общества 1
Резолюции I Делегатского съезда РБО 3
Благовещенский В. В., Масленников А. В., Мордвинов А. Н., Раков Н. С., Шустов М. В. Флористико-экологические проблемы центральной части Приволжской возвышенности 5
Каратыгин И. В. Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем 13
Мирославов Е. А. Структурные адаптации растений к холодному климату 20

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ 27

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) 27
Плеханова М. Н., Ростова Н. С. Анализ изменчивости морфологических, анатомических и биохимических признаков *Lonicera* из подсекции *Caeruleae* (*Caprifoliaceae*) методом главных компонент 45
Заславская Т. М., Петровский В. В. Флора сосудистых растений окрестностей пос. Черский (Северная Якутия) 65
Корнюшенко Г. А., Соловьева Л. В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых трав 80

СООБЩЕНИЯ 102

Афонина О. М. Заметки о мхах Чукотки. 1. Виды рода *Pohlia* (*Bryaceae*) с выводковыми почками 102
Новоселова М. С. Анатомическое строение плодов видов рода *Eriophorum* (*Cyperaceae*) . 106
Асатрян М. Я. Морфологические особенности и морфогенез луковиц родов *Vallota* и *Cyrtanthus* (*Amaryllidaceae*) 109
Поспелова Е. Б., Куваев В. Б. Дополнения к флоре сосудистых растений бассейна реки Большая Боотанкага (горы Бырранга, Центральный Таймыр) 112
Алексеева-Попова Н. В., Игошина Т. И., Юрцев Б. А. Растительность и минеральный состав почв на карбонатных и кислых породах (юго-восток Чукотского полуострова) 117
Грабовик С. И. Биологическая продуктивность грядово-мочажинных комплексов болот Северной Карелии 127

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 133

Хурсевич Г. К., Ржегакова З. Новый вид *Actinocyclus muticus* (*Bacillariophyta*) из миоценовых отложений Южной Богемии 133

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 135

Степанов Н. В. Числа хромосом некоторых таксонов высших растений флоры Красноярского края 135

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 140

Работнов Т. А. Сергей Петрович Смелов как луговед (к 100-летию со дня рождения) . 140

Редколлегия с глубоким прискорбием сообщает, что 16 декабря 1993 г. после тяжелой и продолжительной болезни на 72 году жизни скончалась **Мария Павловна Тулина** — зав. редакцией Ботанического журнала с 1969 по 1989 г.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 2. 1—144